

Série N°
N° d'ordre

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTE DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES

PAR

Mlle C. MORUZI

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES CYTOLOGIQUES ET EXPÉRIMENTALES
SUR LA FORMATION DES PÉRITHÈCES CHEZ LES
ASCOMYCÈTES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

101 JUIN 1932

Soutenues le 1932, devant la Commission d'examen

MM. DANGEARD..... *Président*

DEREIMS..... }
PICARD..... } *Examineurs*

PARIS
LIBRAIRIE GÉNÉRALE DE L'ENSEIGNEMENT
4, RUE DANTE, 4

1932

Série N°
N° d'ordre

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTE DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS-SCIENCES NATURELLES

PAR

Mlle C. MORUZI

1^{re} THÈSE. — RECHERCHES CYTOLOGIQUES ET EXPÉRIMENTALES
SUR LA FORMATION DES PÉRITHÈCES CHEZ LES
ASCOMYCÈTES.

2^e THÈSE. — PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ.

Soutenues le 1932, devant la Commission d'examen

MM. DANGEARD.....	<i>Président</i>
DEREIMS.....	} <i>Examineurs</i>
PICARD.....	

PARIS
LIBRAIRIE GÉNÉRALE DE L'ENSEIGNEMENT
4, RUE DANTE, 4

1932

Faculté des Sciences de l'Université de Paris

MM.

Doyen..... C. MAURAIN, *Professeur*, Physique du globe.

Doyen honoraire. M. MOLLIARD.

Professeurs honoraires { H. LE CHATELIER.
H. LEBESGUE.
A. FERNBACH.
A. LEDUC.
Emile PICARD.
Rémy PERRIER.

E. GOURSAT... . Analyse supérieure et algèbre supérieure.
P. JANET. Electrotechnique générale.
F. WALLERANT. . . . Minéralogie.
P. PAINLEVÉ Mécanique analytique et mécanique céleste.
M. CAULLERY Zoologie (Évolution des êtres organisés).
Emile BOREL... . Calcul des probabilités et Physique mathém.
H. ABRAHAM Physique.
M. MOLLIARD Physiologie végétale.
E. CARTAN. Géométrie supérieure.
Gabriel BERTRAND . . Chimie biologique.
Jean PERRIN Chimie physique.
L. LAPICQUE Physiologie générale.
M^{me} P. CURIE... . Physique générale et radioactivité.
G. URBAIN Chimie générale.
L. MARCHIS Aviation.
E. VESSIOT Théorie des fonctions et théorie des transformations.

Professeurs

A. COTTON Physique générale.
J. DRACH. Application de l'analyse à la géométrie.
Charles FABRY Physique.
R. LESPIEAU. . . . Théories chimiques.
P. PORTIER Physiologie comparée.
Charles PÉREZ. . . . Zoologie.
E. BLAISE. . . . Chimie organique.
P.-A. DANGEARD. . . Botanique.
Léon BERTRAND . . . Géologie structurale et géologie appliquée.
E. RABAUD. Biologie expérimentale.
G. JULIA Calcul différentiel et Calcul intégral.
Paul MONTEL Mécanique rationnelle.
V. AUGER. . . . Chimie appliquée.
P. WINTREBERT. . . Anatomie et histologie comparées.
O. DUBOSQ... . Biologie maritime.
Eugène BLOCH . . . Physique théorique et physique céleste.
N. Étude des combustibles.
L. LUTAUD Géographie physique et géologie dynamique.
Henri VILLAT. . . . Mécanique des fluides et applications.
Ch. JACOB. . . . Géologie.
P. PASCAL. . . . Chimie minérale.
Léon BRILLOUIN . . Théories physiques.
E. ESCLANGON. . . . Astronomie.
H. BÉNARD. . . . Mécanique expérimentale des fluides.
C. MAUGUIN Minéralogie.
L. BLARINGHEM . . . Botanique.
A. GUILLIERMOND . . Botanique (P.C.N.)
A. DENJOY Mathématiques générales.
A. DUFOR Physique (P. C. N.)
H. BÉGHIN Mécanique physique et expérimentale.

E. PÉCHARD ... Chimie (Enseig^t P.C.N.)
A. GUILLET ... Physique.
M. GUICHARD. . . Chimie minérale.
A. MICHEL-LÉVY . . Pétrographie.
A. DEREIMS..... Géologie.
H. MOUTON. . . . Chimie physique.
L. DUNOYER Optique appliquée.
M. JAVILLIER. . . Chimie biologique.
ROBERT-LÉVY. . . Zoologie.
A. DEBIERNE. . . Radioactivité.
E. DARMOIS..... Physique.
G. BRUHAT Physique.
F. PICARD Zoologie (Évolution des êtres organisés).
L. JOLEAUD..... Paléontologie.
M. FRÉCHET. . . Calcul des Probabilités et Physiques mathématiques.

M^{me} RAMART-LUCAS Chimie organique.
FOCH..... Mécanique expérimentale des fluides.
PAUTHENIER..... Physique (P.C.N.).
VILLEY Mécanique physique et expérimentale.
De BROGLIE. Théories physiques.
LABROUSTE. Physique du Globe
FREUNDLER Chimie (P.C.N.).
PRENANT Zoologie.
P. JOB..... Chimie générale.
CHRÉTIEN. Optique appliquée.
BOHN Zoologie (P. C. N.)
BOURGUEL..... Chimie (P. C. N.).
COMBES Sciences natur. (P.C.N.).
GARNIER Mécanique rationnelle.

Secrétaire A. PACAUD
Secrétaire honoraire.....D. TOMBECK.



A M. LE DOYEN MOREAU

Professeur à la Faculté des Sciences de Clermont.

Respectueux hommage de ma profonde reconnaissance.



Digitized by the Internet Archive
in 2026

RECHERCHES CYTOLOGIQUES ET EXPÉRIMENTALES SUR LA FORMATION DES PÉRITHÈCES CHEZ LES ASCOMYCÈTES

INTRODUCTION

La question de la sexualité chez les Champignons offre, pour le biologiste, un intérêt puissant ; de la manière en effet dont les mycologues comprendront les phénomènes de la sexualité chez les Champignons dépendront dans une large mesure les conceptions des zoologistes et des botanistes sur la sexualité générale de tous les autres êtres vivants. Les mycologues se sont attachés depuis un siècle à la solution de ce problème fondamental et ils ont mis en œuvre, pour l'obtenir, les techniques les plus variées.

Ainsi, les premiers Champignons chez lesquels on soupçonna des phénomènes de la sexualité furent les Mucorinées chez lesquelles, il y a à peine un siècle, EHRENBURG (1829) (1) a étudié la formation des zygosporos. A cette époque, l'étude en fut purement morphologique : EHRENBURG voit se fusionner des ampoules copulatrices ; il tient cette fusion pour un acte sexuel et trouve dans les zygosporos qui en résultent l'équivalent d'un œuf. Plus tard, avec DAN-GEARD (1906) l'étude de la sexualité chez les Mucorinées passe du domaine de la pure description extérieure des organes dans celui des phénomènes d'ordre cytologique. Avec cet auteur, qui déjà (1894) avait fait connaître la structure coenocytique des ampoules copulatrices, celles-ci perdent la signification de gamètes ordinaires et les zygosporos deviennent un œuf de nature particulière, un œuf composé, siège de multiples karyogamies.

(1) Les noms d'auteurs suivis d'une date sont l'objet d'une citation dans l'Index bibliographique qui figure à la fin de ce travail.

Plus récemment, l'étude de la sexualité chez les Mucorinées s'est faite expérimentale avec la découverte de BLAKESLEE (1904) qui révèle, chez de nombreuses Mucorinées, la nécessité de la mise en contact de deux thalles à peu près morphologiquement semblables, mais physiologiquement bien distincts l'un de l'autre, pour que se produisent les zygospores.

Ce sont les trois mêmes étapes : étude de la morphologie externe, étude de la cytologie, étude expérimentale des phénomènes, qui se retrouvent dans l'histoire de nos connaissances sur la sexualité des Ascomycètes ; mais, tandis que chez les Mucorinées l'accord s'est fait assez rapidement entre les chercheurs attachés à l'une ou à l'autre de ces diverses méthodes d'investigation, chez les Ascomycètes, au contraire, le désaccord règne entre eux et actuellement le biologiste qui n'a pas lui-même étudié de près un grand groupe de Champignons au point de vue des phénomènes de la sexualité est inapte à se faire une opinion par la simple consultation des travaux des autres.

La bibliographie de la sexualité chez les Ascomycètes est copieuse. Des auteurs nombreux s'y sont appliqués et nous pouvons les grouper dans trois grandes catégories, selon qu'ils ont fait usage de l'une ou l'autre des méthodes d'investigation que nous avons vues, il y a un instant, mettre en œuvre à l'occasion des Mucorinées.

Les premiers observateurs ont été tenus par l'imperfection de leurs méthodes d'utiliser les simples procédés descriptifs. De grands noms sont attachés à l'histoire d'une toute première période, au cours de laquelle on recherche chez les Champignons supérieurs des phénomènes de copulation. On considérait comme des organes sexuels des éléments légers, souvent désignés sous le nom de spermaties, fréquemment impropres à la germination, et que beaucoup de Champignons possèdent. On tenait encore pour des phénomènes sexuels les anastomoses entre les filaments ou des copulations d'organes différenciés. C'est dans ces deux directions que se sont orientés les premiers mycologues qui ont tenté d'élucider les mystères de la sexualité chez les Ascomycètes.

Les noms de STAHL, TULASNE, BRIEFELD, de BARY, VAN TIEGHEM, émergent parmi d'autres, au cours de cette période héroïque de l'histoire de nos connaissances sur la sexualité des Champignons supérieurs.

STAHL (1874-1877), s'attachant à l'étude des Ascomycètes qui sont engagés dans la symbiose lichénique, décrit les primordia des apothécies sous la forme de filaments enroulés, cloisonnés, plongés dans le thalle des Lichens, et se prolongeant vers la surface de ces derniers par un filament rectiligne qui fait saillie au-dessus d'elle. La partie pelotonnée, origine de la future formation ascosporee, est l'ascogone. La partie rectiligne est désignée sous le nom de trichogyne et STAHL y voit un organe copulateur destiné à capter des gamètes mâles, représentés par les spermaties formées au voisinage. Il admet qu'une spermatie, retenue par l'extrémité du trichogyne, déverse dans ce dernier son contenu, qui s'en va féconder l'ascogone, stimule son développement et provoque la formation du périthèce.

De BARY (1863) conçoit tout autrement, il est vrai chez d'autres Ascomycètes, en particulier chez le *Pyronema confluens*, les phénomènes de fécondation qui préludent à la formation des périthèces. Il admet que les organes que des auteurs anciens désignent sous les noms d'ascogone et de pollinode ont la valeur respectivement d'organe femelle et d'organe mâle. L'ascogone émet précisément un prolongement, ou trichogyne, vers l'organe réputé mâle et c'est par lui que, selon de BARY, s'effectue la fécondation de l'ascogone, origine des parties fertiles du périthèce, par les organes mâles du voisinage.

Les délicates observations de STAHL et de de BARY n'ont pas entraîné la conviction de leurs contemporains, et, dans l'impossibilité où ils se sont trouvés de voir s'effectuer sous leurs yeux d'irréfutables fécondations, des mycologues tels que BREFELD (1872-1891), van TIEGHEM (1891), tiennent les Champignons supérieurs pour un groupe agame, ou au moins comme un groupe apogame.

Les divers points de vue qui précèdent trouvent leur répercussion dans la classification des Thallophytes. Les défenseurs de la doctrine de STAHL trouvent dans la présence de spermaties fécondantes des raisons de rattacher les Ascomycètes qui les présentent aux Algues Floridées, également pourvues de spermaties. Les défenseurs des copulations d'organes rapprochent ce phénomène de celui qu'offrent certaines Algues Chlorophycées ; quant aux négateurs de la sexualité chez les Champignons supérieurs, ils sont conduits à rechercher si, chez ces Champignons, l'agamie est primitive ou s'ils

tirent leur origine de végétaux sexués ultérieurement devenus apogames.

On peut fixer aux environs de 1885 la fin de cette période ancienne dont de BARY demeure le représentant le plus éminent, grâce aux descriptions détaillées qu'il apporte de copulations d'organes volumineux chez les Ascomycètes, tels que les *Pyronema* ou les *Sphaerotheca*. Pourtant, malgré tous ses efforts, le savant mycologue allemand n'avait pas vu se faire la copulation des organes rapprochés ; il devait admettre dans ses dernières publications que la fécondation chez les Ascomycètes se faisait par simple contact entre les ampoules copulatrices. Pourtant, déjà à cette époque, il n'était plus possible d'admettre que la fécondation pouvait se faire par simple contact. Les recherches des zoologistes, FOL (1877), HERTWIG (1877), suivant les recherches anciennes des algologues tels que THURET (1854), avaient montré dans la fécondation le mélange intime des cellules copulatrices et bientôt allait s'imposer la notion que toute copulation de nature sexuelle devait être accompagnée d'une fusion de noyaux.

La simple observation morphologique des phénomènes externes de la fécondation s'est donc montrée impuissante à établir d'une manière irréfutable ce phénomène chez les Ascomycètes ; d'autres méthodes, cytologiques, devaient être mises en œuvre.

C'est alors que s'ouvre, pour l'histoire de nos connaissances sur la sexualité des Ascomycètes, une période nouvelle. Le nom le plus représentatif de cette phase de l'étude des Champignons supérieurs est celui de P. A. DANGEARD. Laborieusement, en dépit des difficultés d'investigation qu'offrent pour le cytologiste les Champignons supérieurs en raison de la petitesse de leurs organes et de leurs noyaux, DANGEARD (1907) soumet aux méthodes nouvelles des cytologistes les Champignons autour desquels avaient combattu les mycologues de la période précédente. En particulier, il recherche des fusions de noyaux dans les organes copulateurs du *Sphaerotheca* et du *Pyronema* à l'origine des périthèces de ces Champignons ; on pouvait espérer trouver là les indices cytologiques d'une sexualité. DANGEARD ne les observe point ; fait remarquable, ses recherches mettent en évidence une fusion de noyaux à une autre place du développement, à savoir dans l'asque (DANGEARD et SAPPIN-TRUFFY, 1893 ; DANGEARD, 1894).

C'était là une découverte inattendue, car on pouvait penser qu'une étude cytologique ferait connaître des phénomènes sexuels au lieu même où les recherches de de BARY les avaient soupçonnés, soit à l'origine des périthèces. Malgré la découverte bien établie de DANGEARD d'une fusion de noyaux dans l'asque, quelques mycologues ont continué à rechercher des karyogamies là où les travaux de de BARY permettaient de les prévoir.

Le plus éminent de ces mycologues attachés aux résultats anciens de de BARY fut HARPER (1895-1900).

Chez les *Pyronema*, chez les *Sphaerotheca*, il décrit la fusion des ampoules copulatrices à l'origine des périthèces. Ses coupes lui montrent la possibilité d'un passage du protoplasme d'un organe copulateur dans l'autre et le phénomène trouve sa confirmation dans la description que fait HARPER d'une ou de plusieurs karyogamies dans les organes qui viennent de copuler. Ces résultats sont remarquables, car, s'ils sont exacts, les Ascomycètes connaissent au cours de leur développement, successivement une première karyogamie, la karyogamie harpérienne, à l'origine des périthèces, l'autre, la karyogamie dangeardienne, en fin du développement du périthèce. Il y a là une anomalie extraordinaire qui vaudrait aux Ascomycètes, parmi les êtres vivants, des caractères tout à fait particuliers et on conçoit qu'un grand nombre de chercheurs aient soumis à leur investigation, à la suite de DANGEARD et de HARPER, les Ascomycètes les plus divers. Au cours de cette période nouvelle de l'histoire des recherches sur la sexualité des Champignons, quelques noms sont saillants. C'est d'abord celui de CLAUSSEN qui tente d'établir un terrain d'entente entre la doctrine de DANGEARD et celle de HARPER. Chez les *Pyronema*, CLAUSSEN (1912) décrit la mise en communication des deux ampoules copulatrices et le mélange de leurs protoplasmes, tout comme HARPER. Les noyaux se disposent par paires et la fusion harpérienne en reste là. Les noyaux appariés s'engagent dans les hyphes ascogènes qui résultent du développement de l'ascogone, peuvent subir des divisions conjuguées et ce sont eux, ou mieux leurs descendants, qui entrent en copulation dans l'asque, en se conformant à la description de DANGEARD. Aussi, les préhudes de la fusion harpérienne et la fusion dangeardienne, loin de s'exclure, ne sont que les aspects d'un même phénomène, d'une même fécon-

dation qui débute dans l'ascogone à l'origine des périthèces et s'achève dans l'asque à l'issue de leur développement.

Les vues conciliatrices de CLAUSSEN n'ont point triomphé. La doctrine harpérienne et la doctrine dangeardienne conservent leurs défenseurs.

En Angleterre, miss FRASER (alias Mrs GWYNNE-VAUGHAN) et ses collaborateurs (FRASER, 1908; FRASER et WELSFORD, 1908; FRASER et BROOKS, 1900; GWYNNE-VAUGHAN et WILLIAMSON, 1930, 1931), décrivent chez quelques Champignons une double karyogamie. En France, F. et Mme MOREAU consacrent des travaux étendus à l'étude cytologique du développement des Ascomycètes. Leur œuvre paraît consacrer la ruine définitive de la doctrine de STAHL. Dans toute une série d'Ascomycètes, appartenant au groupe des Lichens, F. et Mme MOREAU (1919, 1921, 1925, 1926, 1927) suivent l'histoire du développement des périthèces sans qu'à aucun moment interviennent des spermaties. Celles-ci n'interviennent pas davantage chez les Ascomycètes autonomes, tels que le *Polystigma* (F. et Mme MOREAU, 1930), chez qui les auteurs anciens avaient décrit une fécondation, par des spermaties. L'idée d'une intervention de ces organes chez les Ascomycètes et par suite celle d'une origine floridéenne des Champignons supérieurs doit, à la suite de leurs travaux, être écartée. D'autre part, ils (1930) ont repris l'étude de toute une série d'Ascomycètes litigieux, *Sphaerotheca*, *Pyronema*, *Polystigma*, etc... En aucun cas, ils n'ont pu observer de fécondation à l'origine des périthèces; ils demeurent fidèles à l'idée de DANGEARD d'une fusion nucléaire unique au cours du développement, et qui prend place dans l'asque de ces Champignons.

Mais la controverse se poursuit entre Mrs GWYNNE-VAUGHAN (1930, 1931) d'une part, et d'autre part, F. et Mme MOREAU (1931). La première, champion de l'idée harpérienne, envisage les conséquences de la double fusion qu'elle attribue au développement des Ascomycètes. Les noyaux des asques étant tétraploïdes, une double méiose doit intervenir; celle-ci intéresse, non deux mitoses, mais trois mitoses successives et c'est sans doute pour cela que le noyau de l'asque subit 3 divisions. La première est hétérotypique, la seconde homéotypique, la troisième est une brachyméiose et assure le retour à l'état haploïde des noyaux de l'appareil végétatif. Ces faits sont soutenus par Mrs GWYNNE-VAUGHAN chez quelques Asco-

mycètes et en particulier chez le *Pyronema*, mais F. et Mme MOREAU reprennent le même matériel, emprunté à la même souche, et, étudiant dans le détail les figures de division des noyaux de l'asque chez le *Pyronema* et quelques autres Ascomycètes, ils soutiennent que les deux premières mitoses de l'asque seules interviennent dans la méiose et que la troisième mitose de l'asque est une mitose aux caractères ordinaires.

On voit l'impossibilité d'avoir une opinion sur ces délicates questions de cytologie des Champignons, si on n'en a pas soi-même fait l'étude.

Aussi y a-t-il lieu d'accueillir avec satisfaction la publication récente faite par quelques mycologues et en particulier par SHEAR et DODGE (1927) de phénomènes fort intéressants dont les Ascomycètes sont le siège et qui rappellent les phénomènes d'hétérothallisme décrits chez les Mucorinées par BLAKESLEE (1904).

C'est pour l'histoire de nos connaissances sur la sexualité des Ascomycètes une troisième période qui commence, c'est la période expérimentale.

Plusieurs mycologues, DODGE (1920), DERX (1925), BETTS (1926), etc., ont déjà fait connaître des phénomènes d'hétérothallisme chez les Ascomycètes, mais c'est à SHEAR et DODGE (1927, 1928), que sont dûs les résultats les plus étendus qui aient été obtenus dans l'étude des Ascomycètes du genre *Neurospora*. Chez plusieurs espèces de *Neurospora*, ces auteurs montrent la nécessité de mettre en présence deux thalles qu'ils considèrent comme de sexes différents pour que se forment les périthèces. Ils montrent, entre autres, que des huit spores d'un asque, quatre appartiennent à un sexe et quatre au sexe opposé, et que c'est au cours de la réduction chromatique dont l'asque est le siège, que se fait la ségrégation des sexes. Les découvertes de SHEAR et DODGE ont pris un intérêt nouveau du fait que les Champignons sur lesquels elles portent ont été étudiés cytologiquement par F. et Mme MOREAU (1930) qui ont reconnu l'existence d'une unique fusion, la fusion dangeardienne, au cours de leur développement. Si on en croit ces auteurs, un ascogone enroulé renferme plusieurs noyaux. Plus tard, il engendre en se ramifiant et se cloisonnant des hyphes ascogènes aux cellules uninucléées. Ces hyphes ascogènes achèvent leur développement par la formation à l'extrémité de leurs branches de crochets ascogènes et d'asques,

siège d'une karyogamie. A aucun moment de cette histoire, il n'y a de copulations d'organes, ni d'autre karyogamie que celle qui prend place dans l'asque. On voit par suite le très vif intérêt qui s'attache à l'étude des *Neurospora*. Dans l'état actuel de nos acquisitions sur la sexualité des Champignons supérieurs, le genre *Neurospora* tient, pour le devenir de nos idées sur la sexualité des Champignons et par suite sur la sexualité générale, une place capitale. D'une part, l'étude cytologique n'y révèle aucune copulation à l'origine des périthèces; d'autre part, chez les *Neurospora* hétérothalliques, les périthèces apparaissent lorsque sont réunis dans une même culture des thalles réputés de sexes opposés. N'y a-t-il pas là une contradiction entre les résultats de l'étude cytologique et ceux de l'étude expérimentale ?

M. le Professeur MOREAU ayant attiré notre attention sur l'intérêt puissant qu'offre le genre *Neurospora* pour l'étude des questions dont la solution demeure pendante entre les mycologues, c'est à l'étude des phénomènes de la sexualité dans diverses espèces de ce genre que nous avons consacré une partie du présent travail. Nous avons donc cherché à dissiper le malaise que provoquent les résultats contradictoires de l'étude cytologique et de l'étude expérimentale de la formation des périthèces, et nous nous sommes attachée à l'étude de quelques Champignons auxquels nous avons appliqué d'une part la technique cytologique de nos devanciers et d'autre part une technique expérimentale qui nous est propre. Nous avons appliqué ces deux procédés d'investigation à l'étude d'Ascomycètes variés. Les uns sont engagés dans la symbiose lichénique, ce sont des *Placidium*, *Squamaria*, *Lecanora*; les autres sont des Ascomycètes autonomes, des Pyrénomycètes du genre *Neurospora*.

Les premiers sont des Lichens crustacés ou au moins squamuleux, qui n'ont été étudiés au point de vue de la formation de leurs périthèces que par des auteurs anciens et dont en particulier M. et Mme MOREAU n'ont pas abordé l'étude au cours de leurs recherches sur les Lichens. Les uns sont des Lichens corticoles, les autres des Lichens saxicoles, et le choix des espèces a été dirigé, pour des raisons d'opportunité, par les facilités ou les difficultés qu'offre, pour leur étude, l'application des méthodes actuelles de la cytologie. Envisageant donc plusieurs espèces de Lichens crustacés

du point de vue cytologique, nous nous croyons à même de confirmer, pour ce qui les concerne, les résultats de l'étude étendue qui a été consacrée aux phénomènes cytologiques du développement des Lichens par F. et Mme MOREAU.

Une seconde partie de notre travail acquiert par contre une originalité propre du fait que nous ne nous sommes pas contentée de reprendre par les procédés de la cytologie l'étude que ces mêmes auteurs avaient faite des *Neurospora*, mais encore une forme nouvelle donnée à nos cultures nous permet d'envisager sous un jour nouveau les rapports que présentent les thalles dont la confrontation entraîne la formation des périthèces. Nous discuterons plus tard la question de savoir si les rapports entre les thalles des signes différents des *Neurospora* hétérothalliques sont de nature sexuelle ; s'il en était ainsi, nous nous croirions fondée à parler d'une sexualité humorale, entendant par là que, chez les *Neurospora* hétérothalliques, chaque thalle est susceptible d'inviter un thalle de sexe opposé au sien à former des périthèces sans aucune copulation d'organes et simplement par une action à distance, sans doute comparable à celle d'une hormone ou mieux d'une harmozone.

L'exposé de nos recherches cytologiques sur les Lichens crustacés fera l'objet de la première partie de ce travail. Dans une seconde partie, nous envisagerons les *Neurospora* au point de vue cytologique du développement de leurs périthèces et nous exposerons les expériences qu'ils nous ont permis de réaliser.

De cette double série de recherches, cytologiques et expérimentales, nous concluons qu'il n'y a pas chez les Ascomycètes que nous avons étudiés, de fécondation au sens habituel du mot, comportant des manifestations cytologiques d'ordre nucléaire, des karyogamies, ou même des cytogamies, à l'origine de leurs appareils ascoporés.

PREMIÈRE PARTIE

ÉTUDE CYTOLOGIQUE DE LA FORMATION DES PÉRITHÈCES CHEZ QUELQUES LICHENS CRUSTACÉS

Les Lichens crustacés sur lesquels porte cette partie de notre travail appartiennent tous à la grande famille des Lécánoracées, dont le caractère essentiel est dans la structure de l'apothécie. Le thalle prend part à la formation du rebord de cette dernière et constitue, autour du disque et de la marge propre de l'apothécie, une marge, dite marge thalline, généralement de la même couleur que le thalle. Ce caractère distingue les Lécánoracées d'autres Lichens crustacés aux apothécies discoïdes comme les leurs, mais manquant d'un rebord thallin, et qui constituent la famille des Lécidéacées.

Ainsi comprise, la famille des Lécánoracées renferme plusieurs genres dont le plus important est le genre *Lecanora* au sens large. Les asques y renferment en général huit spores simples et hyalines.

Les Lichens répondant à ce caractère sont fort nombreux ; aussi on a trouvé avantageux de subdiviser ce grand genre en un certain nombre de groupes que l'on tient comme des sous-genres ou auxquels on accorde quelquefois la valeur de genres. Parmi eux, nous avons étudié des représentants des *Placodium*, *Squamaria* et *Lecanora*.

Les *Placodium*, qu'on range parfois parmi les Physciacées, sont des Lichens saxicoles dont le thalle est souvent pourvu de pariétine comme celui des *Xanthoria* ou des *Teloschistes*. Le thalle est souvent brillamment coloré ainsi que les apothécies. Les spores, en général, ont une forme particulière ; elles présentent un septum

épais, perforé en son centre d'un fin canal qui met en communication deux cavités cellulaires arrondies. De telles spores sont dites polariloculaires ou polocélées et rappellent celles des *Teloschistes* et des *Xanthoria*.

Nous avons, dans ce genre *Placodium*, étudié l'espèce *Placodium murorum* DC. récoltée à Besse (Puy-de-Dôme) sur un rocher au bord de la route de Murols. C'est une espèce très répandue sur les rochers, sur les murs des maisons, qu'elle teint d'une vive couleur jaune. Le thalle est lobé au bord et ses lobes sont serrés les uns contre les autres. Les apothécies sont concolores au thalle. Il est assez aisé dans la région périphérique de ce dernier de séparer de la pierre qui le supporte des lobes entiers, et cette particularité nous a engagée à entreprendre l'étude de cette espèce, choisie comme représentant du genre *Placodium*.

Le deuxième genre de Lécánoracées que nous avons étudié est le genre *Squamaria*. Les spores y sont simples. Le thalle est constitué par des squamules appliquées sur le substratum : on peut le séparer de ce dernier moins aisément que chez le *Placodium*, mais néanmoins ses squamules peuvent en être écartées avec assez de facilité.

Nous avons étudié, parmi les espèces de ce genre, le *Squamaria saxicola* Hook., désigné encore sous le nom de *Lecanora muralis* SCHÖER. Ce Lichen étend sur les pierres des thalles arrondis, verdâtres, formant, surtout au centre, de très nombreuses apothécies au disque brun-jaunâtre. Nos échantillons ont été recueillis à Clermont-Ferrand sur les dalles de lave qui entourent la Cour d'Honneur du Palais de l'Académie.

Au genre *Lecanora*, entendu dans un sens étroit, se rattache la troisième espèce de Lécánoracées, le *Lecanora subfusca*, que nous avons étudiée ; ici le thalle est nettement crustacé et plus ou moins entièrement confondu avec les couches externes de l'écorce sur laquelle il se développe ; il répond au type des thalles hypophléodes ; l'étude des espèces saxicoles de ce genre offrirait, pour le travail du cytologiste, les plus grandes difficultés ; aussi avons-nous choisi pour l'étude une espèce corticole, le *Lecanora subfusca* Ach. Les apothécies y sont nombreuses, leur disque est superficiel dès le

début, le thalle y revêt une couleur grise et les apothécies offrent un disque brun. Tels sont du moins les caractères des échantillons de cette espèce polymorphe qui ont été l'objet de notre étude et que nous avons recueillis sur les écorces d'un *Acer pseudoplatanus* qui avoisine la Station Biologique de Besse.

CHAPITRE I

PLACODIUM MURORUM DC.

LE THALLE

Nous commençons notre étude des Lichens crustacés par celle du genre *Placodium* parce qu'il est le plus proche des Lichens foliacés dont les travaux antérieurs nous ont déjà fait connaître la cytologie. Le *Placodium murorum* en effet possède un thalle étroitement appliqué sur le support, mais relativement facile à séparer de ce dernier ; lobé, aux lobes étroits, il rappelle celui de certaines Physciacées ; comme chez plusieurs d'entre elles, il est coloré en jaune orangé et renferme de la pariétine ; comme plusieurs d'entre elles également, il se colore en rouge pourpre par la potasse. Enfin, comme plusieurs Physciacées, il produit des spores polari-loculaires, qui l'éloignent de l'ensemble des Lécánoracées. Aussi, sa situation systématique est-elle incertaine entre les Physciacées et les Lécánoracées. A vrai dire, il constitue un terme de passage entre les deux familles.

Le thalle du *Placodium murorum* est orbiculaire, aux lobes étroits, rayonnants, contigus, gonflés, de couleur jaune d'œuf ; il porte des apothécies au disque concolore au thalle, plan puis convexe : les spores sont polocœlées et de forme générale ellipsoïde ; cette espèce croît fréquemment sur les murs et sur les rochers.

Une coupe transversale faite dans un des lobes montre (Pl. III, fig. 6) à la partie supérieure du thalle un cortex du type prosoplectenchymateux, aux parois un peu épaissies, aux cavités cellulaires aux angles arrondis, et surmonté d'un épithalle assez épais. Au-dessous, on trouve une couche gonidiale formée d'éléments fongiques filamenteux, cloisonnés, ramifiés, grêles, circulant entre les gonidies ; ces dernières sont des algues vertes, arrondies, uni-

cellulaires ; chacune offre au centre un chloroplaste renfermant un pyrénoïde ; ce sont donc des gonidies du type *Trebouxia*.

La couche gonidiale présente une certaine discontinuité, du fait que des gonidies n'y sont pas régulièrement distribuées et que, de place en place, elles font défaut ; elle offre une certaine irrégularité du fait que les gonidies ne sont pas, dans toute l'étendue du thalle, au contact du plectenchyme cortical ; ça et là, elles s'en éloignent et, entre les complexes d'hyphes et de gonidies d'une part et le cortex de la face supérieure d'autre part, s'étendent des hyphes grêles, qui s'élèvent des régions occupées par des gonidies vers le plectenchyme cortical ; dans la région où se trouvent des hyphes et de nombreuses gonidies, les hyphes circulent entre ces dernières qu'ils entourent de leurs filaments plus flexueux et aux cellules plus courtes. Nous n'avons pas observé entre ces deux éléments, hyphes et gonidies, d'autres rapports que des relations de voisinage ou de contiguité ; en particulier, nous n'avons observé aucun suçoir externe ou interne.

Au-dessous des gonidies s'étend une médulle aux hyphes grêles ; enfin la face inférieure du thalle est occupée par un cortex un peu plus mince que celui de la face supérieure et dont les caractères rappellent les siens.

Les diverses cellules du thalle du *Placodium murorum* sont uninucléées.

Avec les caractères que nous venons de dire, le thalle du *Placodium murorum* rappelle assez celui des Parméliacées et Physciacées ; celui-ci offre les mêmes couches et renferme également des gonidies du type *Trebouxia*. Le *Placodium murorum* s'éloigne cependant des Physciacées-Parméliacées en ce que les hyphes de la médulle ne montrent point les triples plasmodesmes que renferment ces dernières (MOREAU F. et Mme, 1925). C'est à cause de ce dernier caractère que nous maintenons le *Placodium* en dehors de ces deux familles et que nous le rapprochons des Lécánoracées.

APPAREILS REPRODUCTEURS

SPERMOGONIES.

Les spermogonies du *Placodium murorum* (Pl. III, fig. 7) sont des organes arrondis, plongés dans le thalle au niveau de la

couche gonidiale et des éléments supérieurs de la médulle. Une enveloppe plectenchymateuse les entoure et envoie vers le centre des spermatiphores rayonnants, formés de cellules courtes, dont chacune émet sur le côté une spermatie qui prend naissance à l'extrémité de la cellule la plus proche de l'extrémité du spermatiphore (Pl. III, fig. 8). Chaque cellule de ce dernier renferme un noyau qui se divise au moment de la formation de la spermatie. Celle-ci reçoit un noyau-fils. La spermatie se présente comme une cellule allongée en forme de bâtonnet. Elle ressemble donc à celles que nous avons rencontrées chez le *Nephromium* et qui ont été décrites chez les Stictacées, Parméliacées et Physciacées.

Ces spermaties ne jouent aucun rôle dans le développement des apothécies.

APOTHÉCIES.

La première indication du développement d'une apothécie d'un *Placodium murorum* est fournie par la présence d'un carpogone dont les caractères généraux sont ceux des carpogones dont STAHL (1877) a fait connaître l'existence chez le *Collema* et quelques autres Lichens. Un peloton de cellules (Pl. I, fig. 1) est disposé dans la profondeur du thalle au niveau de la couche gonidiale dont il écarte les éléments constitutants : c'est l'ascogone, que prolonge un trichogyne dressé vers la surface du thalle, formé de plusieurs cellules qui traversent le cortex supérieur et dont la cellule terminale fait saillie au-dessus de l'épithalle. Les diverses cellules du carpogone sont au début uninucléées. Un peu plus tard, l'ascogone se développe, le peloton devient plus lâche, ses éléments sont entremêlés de cellules fongiques de petite taille ; ses cellules montrent alors un noyau et fréquemment, deux ou trois, au moins dans les coupes (Pl. I, fig. 2).

Ce stade plurinucléé dure peu, et, bientôt, lui succèdent des hyphes ascogènes aux cellules uninucléées (Pl. II, fig. 3). Il existe donc, au cours du développement du carpogone du *Placodium murorum*, une phase multinucléée très courte, comparable à celle qui a été décrite chez les Parméliacées et chez les Stictacées.

Les hyphes ascogènes aux cellules uninucléées engendrent des hyphes de structure binucléée (Pl. II, fig. 4), dont la production

annonce la venue prochaine des asques. A ce moment, l'apothécie a déjà la forme d'un disque plus ou moins étalé (fig. texte 1, b) et l'hyménium est formé par des cellules stériles, grêles, dressées parallèlement les unes aux autres, ce sont les paraphyses, et par

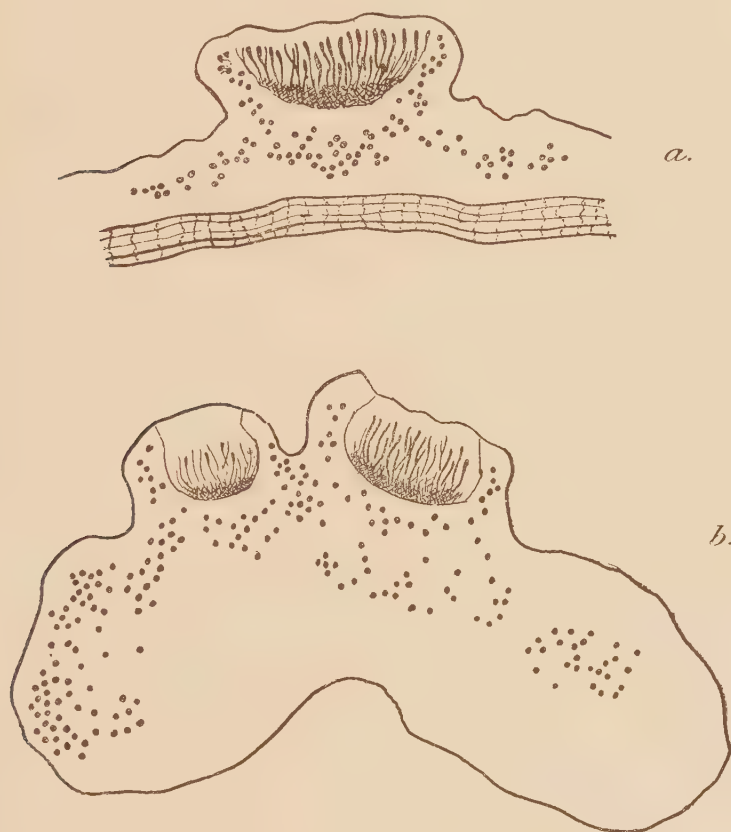


Fig. 1. — Individualisation de l'apothécie (Schémas).

a) *Lecanora subfusca* Ach.

b) *Placodium murorum* DC.

Grossissement 100.

les extrémités des hyphes binucléés dont les dernières ramifications offrent la même orientation. Les hyphes ascogènes, au terme de leur développement, sont formés de cellules binucléées (Pl. II, fig. 5) dont la formation rappelle celle du mycélium secondaire des Basi-

diomycètes retrouvé chez les Ascomycètes (F. et Mme MOREAU, 1925). Elles offrent sur les côtés des anses anastomotiques. Les cellules ultimes des files de cellules binucléées se transforment en asques ; bientôt leurs deux noyaux sont confondus en un seul. La cellule s'allonge parallèlement aux paraphyses et huit spores se forment dans chaque asque (Pl. II, fig. 4). Elles sont d'abord unicellulaires et uninucléées, mais bientôt la cellule épaissit sa membrane dans sa région médiane, un fin trabécule réunit alors le contenu protoplasmique de deux cavités cellulaires disposées chacune à un pôle de la cellule et contenant chacune un noyau. Tels sont les caractères des spores polocoelées. Il est remarquable que le développement que nous venons de parcourir se laisse superposer à celui des Physciacées ou des Parméliacées. Le carpogone a, dans les deux cas, les mêmes caractères. Il comprend un ascogone enroulé et un trichogyne dressé et saillant.

Le jeune ascogone est, dans les deux cas, uninucléé ; il connaît, chez le *Placodium murorum*, comme chez les Physciacées-Parméliacées, des cellules uninucléées, puis binucléées ; l'existence de boucles mycéliennes sur les flancs d'hyphes aux cellules binucléées s'observe dans les deux cas. Les asques naissent au sommet des hyphes ascogènes aux cellules binucléées et forment des spores polocoelées comme chez les Physciacées. Le trichogyne qui disparaît de bonne heure ne joue aucun rôle essentiel dans le développement de l'apothécie qui se fait sans l'intervention des spermaties ; le développement est conforme dans ses lignes les plus générales au développement des apothécies dans toute une série de Lichens : *Collema*, *Leptogium*, Stictacées, Parméliacées, Physciacées, etc. Il témoigne de l'affinité profonde entre ces groupes.

CHAPITRE II

SQUAMARIA SAXICOLA Hook.

LE THALLE

Le *Placodium murorum* qui a fait l'objet du chapitre précédent offrait, avec les Physciacées, des ressemblances assez grandes, en raison de la faible adhérence de son thalle au substratum ; le *Squamaria saxicola* est plus proche des *Lecanora* au sens restreint en ce que son thalle, très étroitement appliqué sur le substratum, est un thalle squameux. Ce thalle, orbiculaire, lobé à la périphérie, de couleur jaune verdâtre, se développe d'une façon très fréquente sur les murs et les rochers ; il supporte en son centre des apothécies atteignant 2 mm. de diamètre, dont le disque, de couleur roussâtre, refoule le bord thallin lorsque l'apothécie est vieille ; les spores sont ellipsoïdes, simples, incolores.

Si on pratique une coupe transversale dans un des lobes non loin de son extrémité, on lui reconnaît (Pl. IV) une structure qui rappelle celle du *Placodium murorum*. Le cortex, prosoplectenchymateux, est formé de cellules aux angles arrondis, d'assez petite taille, et dont les plus superficielles, sphériques, sont recouvertes d'un épithalle. En profondeur, ces cellules passent aux hyphes contournés qui entourent des paquets de gonidies ; on a des faisceaux d'hyphes disposés parallèlement les uns aux autres et qui relient le cortex à la médulle. Celle-ci, faite de filaments grêles, nous conduit au cortex inférieur dont la structure ressemble à celle du cortex supérieur, bien qu'il n'acquiert qu'une moindre épaisseur.

A la périphérie, les lobes du *Squamaria saxicola* sont imbriqués, se recouvrent les uns les autres, et on voit souvent s'établir des relations entre les thalles superposés, par l'intermédiaire des rhizoïdes issus du cortex inférieur d'un lobe et qui, pénétrant dans le cortex

supérieur du lobe sous-jacent, altèrent localement la structure de ce dernier cortex.

Les algues qui prennent part à la constitution de la couche gonidiale sont des algues du genre *Trebouxia*.

La plupart des éléments du thalle que nous venons de décrire possèdent des cellules uninucléées.

Entre les hyphes de la couche gonidiale et les gonidies elles-mêmes, nous avons observé de curieux rapports. Les hyphes aux cellules uninucléées qui circulent au voisinage d'une gonidie peuvent lui envoyer un suçoir sous la forme d'un diverticule latéral de l'une de leurs cellules (Pl. VII, fig. 2 à 5). Le suçoir quitte la cellule à angle droit, pénètre dans la gonidie, se fait une place dans son protoplasme, après s'être renflé à l'extrémité. Il est occupé par du protoplasme très colorable ; une même gonidie peut ainsi être pénétrée par plusieurs suçoirs émis par des filaments différents. Nous avons ici une forme simple de ce que certains auteurs appellent des suçoirs internes. La gonidie ne paraît ordinairement pas souffrir de la présence du suçoir ; peut-être celui-ci n'est-il pas un organe exclusif du parasitisme du Champignon sur l'Algue ; il est possible qu'il serve également aux échanges éventuels entre l'Algue et le Champignon.

Les caractères précédents du *Squamaria saxicola* ressemblent assez à ceux des Parméliacées-Physciacées et à ceux du *Placodium murorum*. Pas plus ici que dans ce dernier cas, nous n'avons vu de triples plasmodesmes. Cette structure nous permet donc de placer *Squamaria saxicola* tout près du *Placodium murorum*.

APPAREILS REPRODUCTEURS

LES SPERMOGONIES.

Les spermogonies du *Squamaria saxicola* sont d'un type différent de celles du *Placodium murorum*. On n'observe pas chez elles une enveloppe aussi nettement individualisée que chez le *Placodium*, mais on trouve, autour de la spermogonie et spécialement à la base de celle-ci, des couches de cellules serrées desquelles s'élèvent des spermatophores (fig. 2). Les spermatophores sont constitués par des files simples, ou parfois ramifiées, de cellules allongées et dont la terminale est toujours beaucoup plus longue que large ;

elle s'amincit au sommet et forme à son extrémité une spermatie. Il est possible que la même cellule puisse donner, à plusieurs reprises, naissance à des spermaties nouvelles. Les spermaties sont, dans cette espèce, des éléments très allongés, plus ou moins courbés, très grêles de $12-20\ \mu$ de long et $0,001\ \mu$ de largeur. Elles sont formées nombreuses et demeurent dans la cavité de la spermogonie jusqu'au moment où elles quittent cette dernière à la faveur d'une ouverture qui se fait grâce à l'écartement des tissus qui surmontent la



Fig. 2. — *Squamaria saxicola* Hook.

Portion de spermogonie ; enveloppe, spermatophores, spermaties terminales aciculaires.
Grossissement 1200.

spermogonie. Ces caractères valent à la spermogonie du *Squamaria saxicola* une physionomie bien différente de celle qu'offrent les spermogonies du *Placodium murorum*.

Les différences dans la forme des appareils producteurs de spermaties sont sans doute importants à considérer pour établir la classification des Lichens. Les caractères de ces organismes qui échappent aux actions extérieures sont assez rares pour qu'on n'en néglige aucun. Les caractères des spermatophores éloignent l'un de l'autre le *Placodium murorum* et le *Squamaria saxicola*. La forme des spermatophores de ces deux espèces en rapprochant le *Placodium murorum* des Physciacées-Parméliacées écarte le *Squamaria saxicola* de ces derniers Lichens.

Nous verrons bientôt que les caractères des apothécies ne permettent cependant pas de les en éloigner beaucoup.

APOTHÉCIES.

Les apothécies du *Squamaria saxicola* forment à la face supérieure du thalle squameux des disques à bord thallin, dont la structure générale est celle des coupes ascosporées des Discomycètes.

Lorsqu'elle est encore jeune l'apothécie est incluse dans le thalle où on la trouve au niveau de la couche gonidiale (fig. 3, *a*) ; plus tard elle provoque la formation d'une saillie à la face supérieure du thalle ; une ouverture se fait alors au centre de cette protubérance et l'apothécie se présente comme une apothécie de Pyrenomycète (fig. 3, *b*) ; à ce moment, elle a un rebord constitué par le cortex et les éléments de la couche gonidiale, donc un rebord thallin ; plus tard une constriction du thalle se fait tout autour d'elle, en même temps que son disque s'étale ; l'apothécie prend ses caractères définitifs et se montre alors entourée d'un double rebord : un rebord propre souvent difficile à voir et constitué par les tissus formant l'enveloppe de la jeune apothécie et un rebord externe, un rebord thallin à la constitution duquel prennent part le cortex et la couche gonidiale.

Les faits que nous venons de relater révèlent un développement déjà avancé des apothécies.

L'étude de leurs tout premiers développements a été faite d'une manière très sommaire en 1888 par LINDAU. Cet auteur a reconnu à l'origine de l'apothécie du *Placodium saxicolum* l'existence de plusieurs pelotons, ou ascogones, prolongés chacun par un trichogyne simple ou ramifié, qui s'élève vers la surface du cortex supérieur. Notre fig. 1, pl. V représente un stade comparable à celui décrit par LINDAU. On y trouve plusieurs ascogones aux filaments entremêlés et poussant vers la surface plusieurs trichogynes.

A ce stade, les cellules de l'ascogone sont pour la plupart uninucléées.

Assez souvent nous avons remarqué, dans cette espèce, des ascogones avortés.

Nous signalons également la formation dans une spermogonie

de trois ascogones dont l'un était pourvu d'un trichogyne circulant en dehors de la spermogonie.

Nous représentons, fig. 2, Pl. V, un carpogone de *Squamaria* au moment où un certain nombre de ses cellules passent de l'état uninucléé à l'état binucléé, témoignant ici de l'activité de la crois-

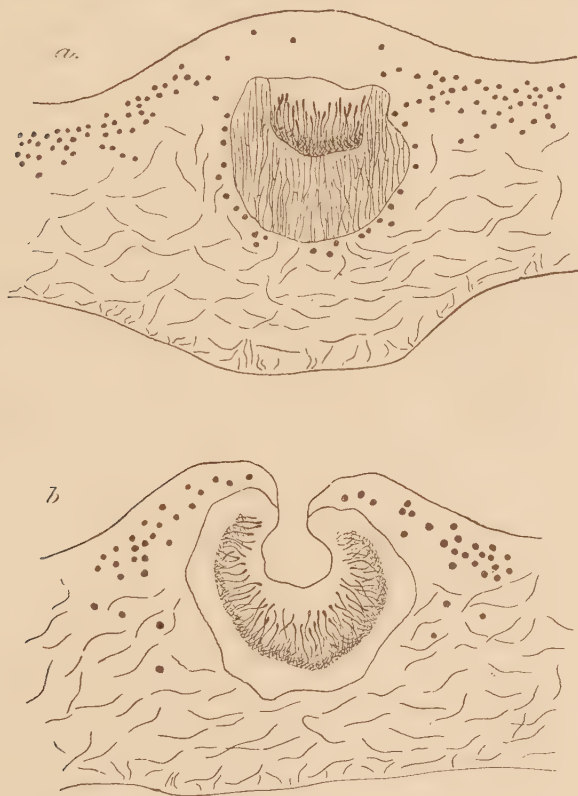


Fig. 3. — *Squamaria saxicola* Hook.
Deux stades de la formation des apothécies (Schémas).
Grossissement 66.

sance du carpogone. Cette figure suffit à placer le *Squamaria saxicola* dans la longue série des Lichens dont le carpogone est construit sur le type de celui des *Collema*. Ces caractères, joints aux précédents, tirés du thalle du Champignon et des gonidies, fixent la place du *Squamaria saxicola* parmi les Lichens assez étroitement apparentés aux Parméliacées-Physciacées.

CHAPITRE III

LECANORA SUBFUSCA Ach.

LE THALLE

Avec le *Lecanora subfusca* nous avons à faire à un Lichen qui occupe, parmi les Lécánoracées, une place centrale ; son thalle est exactement du type du thalle des *Lecanora* au sens strict, c'est exactement un thalle crustacé. Ses éléments sont intimement unis au substratum à l'intérieur duquel ils pénètrent et dont il serait impossible de les séparer. Nous ne pouvions songer, dans l'état actuel de la technique cytologique, à poursuivre l'étude des thalles de ce type chez des Lichens croissant dans les couches superficielles d'une masse rocheuse. Pour pouvoir faire des coupes dans le thalle du Lichen, nous avons dû choisir une Lécánoracée se développant dans les couches superficielles d'une écorce qui puisse être débitée en tranches minces par le rasoir.

Nous nous sommes adressée au *Lecanora subfusca* ou plus précisément à l'une des nombreuses formes corticoles de ce Lichen.

Les échantillons sur lesquels ont porté nos études représentent une forme fréquente de *Lecanora subfusca* généralement considérée comme le type de cette espèce.

Le thalle, qui donne à l'écorce une couleur grisâtre, forme des apothécies atteignant 2 mm. de diamètre, nombreuses, à la marge thalline mince et au disque plan ou à peine convexe, d'un rouge-brunâtre. Les spores sont ellipsoïdes, allongées. Le thalle jaunit par la potasse. Nos échantillons se développaient à la surface de troncs d'*Acer Pseudo-platanus* L.

Une coupe faite dans une jeune branche de l'*Acer Pseudo-platanus* qui supporte un très jeune thalle de *Lecanora subfusca*, constituant une tache de quelques millimètres de diamètre, montre au-dessus du tissu de l'écorce primaire de la tige un thalle formé

d'hyphes et de gonidies qui ne pénètrent pas dans la tige jusqu'au niveau de la seconde assise de ces cellules. Le thalle à ce moment de son existence est surtout épiphléode. Ses éléments inférieurs circulent entre les cellules superficielles de la tige qu'ils écartent les unes des autres, digérant sans doute le ciment pectique qui les unit (Pl. VI, fig. 1). Au-dessous, le *Lecanora* forme des hyphes lâchement enchevêtrés, flexueux, cloisonnés, ramifiés, dirigeant leurs extrémités vers la surface externe du thalle. Les hyphes dans cette dernière région sont soudés les uns aux autres. Ils enserrant à quelque distance du bord supérieur et du bord inférieur du thalle des gonidies éparses et du type *Trebouxia*. Telle est la structure générale du thalle qui vient coloniser une jeune écorce d'*Acer*, mais bientôt le thalle pénètre dans la tige qui le supporte ; il envahit les régions qui ne sont pas exactement superficielles, et lorsque la tige forme des couches secondaires subéreuses, il s'introduit entre les cellules de ces dernières et il aide à leur desquamation. Les filaments ne sont pas seuls à pénétrer ainsi dans les tissus du liège ; ils entraînent avec eux des gonidies susceptibles de se multiplier, de sorte que le thalle s'accroît tout entier en profondeur dans les couches internes de l'écorce (Pl. VI, fig. 2). Mais l'exfoliation de la couche du liège entraîne avec celle-ci les parties superficielles du thalle, de sorte qu'une coupe pratiquée dans une écorce un peu âgée d'*Acer Pseudo-platanus* ne montre plus aucune trace du thalle qui s'était développé sur celui-ci tout au début de l'invasion des *Lecanora*.

Elle montre des couches de l'écorce aux assises subéreuses régulièrement disposées. Entre elles s'insinuent des filaments de *Lecanora* entremêlés de gonidies (Pl. VI, fig. 2). Hyphes et gonidies séparent ainsi par lambeaux les couches de liège qui tombent, emportant avec elles les couches superficielles du thalle de *Lecanora*. Tout en surface le thalle du *Lecanora* mis à nu par l'exfoliation des tissus périphériques de l'écorce s'organise en une couche qui rappelle la couche superficielle du thalle primitif du *Lecanora* (Pl. VI, fig. 2).

Les filaments soudés les uns aux autres, ramifiés et cloisonnés, enserrant à peu de distance de la surface quelques paquets de gonidies. Au fur et à mesure que l'écorce s'exfolie, le thalle du *Lecanora* se voit privé de ses couches superficielles, mais il gagne en profondeur, grâce à la progression de ses filaments entre les cellules de

liège et grâce à l'entraînement par les hyphes des gonidies qui se multiplient dans la profondeur de l'écorce. Le thalle connaît ainsi un accroissement continu en profondeur. Il acquiert sans cesse de nouveaux territoires dont l'acquisition vient compenser la perte subie par le thalle du fait de l'entraînement de ses couches superficielles par l'exfoliation de l'écorce.

Il arrive que la partie superficielle du thalle de *Lecanora* mise à nu par l'exfoliation des parties externes forme des massifs cellulaires d'origine fongique, à la constitution desquels les gonidies ne prennent aucune part ; ils font à la surface du thalle des protubérances qui ne sont guère visibles qu'au microscope. Les cellules de ces formations sont isodiamétriques, uninucléées, à protoplasme assez abondant sauf dans les cellules de la périphérie dont le protoplasme se raréfie et se réduit à une couche pariétale, tandis que les parois des mêmes cellules s'épaississent et forment du côté externe un épithalle net. Il s'agit là de formations en principe exclusivement fongiques et qui constituent un exemple de plus des papilles qui forment les accidents de la surface des Lichens (Pl. VII, fig. 1).

RAPPORTS ENTRE HYPHES ET GONIDIES.

Il est fréquent, chez le *Lecanora subfusca*, que des hyphes détachent, généralement sur leurs flancs, un suçoir qui se dirige vers une gonidie du voisinage. Il forme un filament ténu au contenu très chromatique et dont l'extrémité est renflée et entourée, dans le protoplasme de la gonidie, par une auréole claire (Pl. VII, fig. 6 à 11). Cette dernière correspond sans doute à une région dont le protoplasme a été absorbé par le suçoir, car, dans certains cas, où la gonidie paraît avoir souffert du parasitisme du Champignon, le suçoir plonge dans une large cavité de la gonidie (Pl. VII, fig. 11-13) ; on a parfois l'impression que la surface de la gonidie est refoulée par le suçoir : le plus ordinairement la gonidie ne paraît pas souffrir d'être ainsi pénétrée par un suçoir fongique. Deux suçoirs peuvent même pénétrer dans la même gonidie sans que celle-ci présente des signes de désorganisation (Pl. VII, fig. 7). Assez souvent, le suçoir se ramifie à l'intérieur du protoplasme de l'Algue, et ces ramifications dichotomes apparaissent comme des formations chroma-

tiques dessinant des Y dans le protoplasme de la gonidie (Pl. VII, fig. 14 à 16). Sous ces différentes formes, le suçoir apparaît comme un organe de mise en rapport de l'Algue et du Champignon ; les cas de désorganisation de l'Algue sont assez rares pour qu'on puisse penser que ces rapports ne s'établissent pas toujours aux détriments de cette dernière.

APPAREILS REPRODUCTEURS

LES SPERMOGONIES.

Les spermogonies du *Lecanora subfusca* se présentent avec des caractères qui rappellent ceux du *Squamaria saxicola* : une enveloppe mal indiquée, incomplète, constituée à la base de la spermogonie par quelques assises de cellules isodiamétriques serrées les unes contre les autres ; des spermatophores aux cellules allongées et dont la cellule terminale porte des spermaties aciculaires. Toutes ces cellules sont uninucléées. Les caractères qui sont ceux des spermogonies du *Lecanora subfusca* peuvent ne pas être généraux pour l'ensemble des *Lecanora*. Il y aura lieu de tenir compte des différences de structure de ces appareils pour établir des coupures dans ce grand genre. Dès maintenant, nous pouvons utiliser la ressemblance des spermogonies de *Squamaria saxicola* et de *Lecanora subfusca* pour rapprocher les deux genres *Squamaria* et *Lecanora* l'un de l'autre et les éloigner ensemble du *Placodium saxicolum* dont les affinités sont vers les Physciacées.

APOTHÉCIES.

Le développement de l'apothécie du *Lecanora subfusca* a été étudié autrefois par LINDAU (1888). La première ébauche de l'apothécie, dit-il, débute par la formation, au niveau de la couche gonidiale, de plusieurs carpogones (2-3) enroulés, dont chacun se termine par un trichogyne simple ou ramifié, formé de plusieurs cellules allongées et en files, dont la cellule terminale s'élève un peu à la surface du thalle. Plus tard, les trichogynes sont flétris, l'ascogone se développe en devenant les hyphes ascogènes, qui vont former bientôt les asques. En même temps se développent les paraphyses. LINDAU ne parle donc en rien de la cytologie de l'ascogone.

Plus tard, BAUR (1904) a repris l'étude du même matériel et sur certains points est en désaccord avec LINDAU. BAUR trouve le développement de l'apothécie assez uniforme dans les Lichens corticoles crustacés. Après une longue période de croissance, les spermogonies apparaissent en grande abondance et, un peu plus tard, les carpogones se forment en groupes de 5 à 10; leurs trichogynes émergent très légèrement au-dessus du cortex. L'ascogone, chez un *Lecanora* récolté sur l'écorce du Pin, se présente parfois sous l'aspect d'un groupe de cellules, parfois se montre en spirale distincte. Les cellules du carpogone sont uninucléées et ressemblent aux cellules végétatives. BAUR ne voit jamais un trichogyne branchu comme LINDAU l'a décrit. En même temps, il constate que la croissance, dans cette catégorie de Lichens, est extrêmement lente.

Les auteurs qui précèdent nous apportent donc cette notion que l'ascogone de *Lecanora subfusca* est constitué sur le type de celui des *Collema*.

L'étude cytologique ni le développement ultérieur de l'ascogone n'ont été envisagés par eux.

Nous avons nous-même retrouvé, dans le thalle du *Lecanora subfusca*, le carpogone décrit précédemment (Pl. VIII, fig. 1). Souvent on en trouve plusieurs aux tours de spires entremêlés et dirigeant, vers la surface du thalle, plusieurs trichogynes distincts et non ramifiés. Leurs cellules, d'abord courtes, s'allongent un peu lorsque l'ascogone grandit et enroule plus lâchement ses tours de spire. Toute la formation est constituée par des cellules uninucléées comme les hyphes végétatifs. Plus tard, l'ascogone se ramifie et constitue un peloton très lâche de filaments enchevêtrés, diversement orientés entre lesquels circulent des hyphes végétatifs, au contenu moins riche, tandis que, autour de ce massif ascogonial, les filaments végétatifs du voisinage changent d'orientation et constituent à la jeune apothécie une sorte d'enveloppe aux éléments très lâches et qui est l'ébauche du futur excipulum.

Plus tard le massif ascogonial primitif fait place à des hyphes ascogènes aux cellules uninucléées.

Ce n'est que tardivement, lorsque l'apothécie est déjà individualisée (fig. 1, a) qu'apparaissent, au sommet des ramifications des hyphes ascogènes de structure uninucléée, des cellules binucléées dont la production annonce la formation des asques (Pl. VIII, fig. 2).

A ce moment, au-dessus des cellules fertiles se dressent vers la surface du disque de l'apothécie définitivement délimité les cellules des filaments stériles qui constituent les paraphyses. A leur base se voient des cellules binucléées portant des boucles sur le flanc (Pl. VIII, fig. 3). Les asques sont les cellules terminales de ces chaînes de cellules binucléées. Jeunes, ils renferment deux noyaux; plus tard chacun n'en montre qu'un seul, puis forme finalement huit ascospores; ces dernières sont elliptiques, demeurent unicellulaires et ne renferment qu'un noyau.

A ce stade la jeune apothécie finit de s'individualiser; dans sa jeunesse elle est demeurée incluse dans le thalle, mais bientôt, elle oblige la face supérieure du thalle à faire une légère saillie, qui va s'accroître. Une ouverture se faisant à travers les tissus qui surmontent l'apothécie, celle-ci prend une forme urcéolée, qui rappelle celle des apothécies des Pyrénomycètes. Plus tard, l'hyménium grandira, s'étendra et prendra la forme d'un disque. Mais bien avant qu'il ait atteint sa taille définitive, une constriction du thalle se produit, qui isole l'apothécie; cette dernière n'est plus rattachée au thalle que par une étroite région centrale (fig. texte 1, a).

De la manière dont l'hyménium devient superficiel et s'étale en un disque et de la façon dont se fait la constriction qui individualise l'apothécie, il résulte que celle-ci est pourvue d'un rebord constitué par les éléments végétatifs du thalle, renfermant en particulier des gonidies; c'est le rebord thallin caractéristique des apothécies dites lécanorines, et en particulier de celles du genre *Lecanora*. En dedans de ce rebord, s'en trouve un autre, plus ou moins indiqué, formé par la marge de la coupe qui constitue l'excipulum; il correspond à ce que les auteurs appellent le rebord propre de l'apothécie. Ces caractères, qui sont ceux des apothécies des espèces précédentes, valent au *Lecanora subfusca* de recevoir une place voisine des leurs dans le groupe des Lécanoracées.

CONCLUSIONS DE LA PREMIÈRE PARTIE

Les Lichens dont nous venons d'étudier la structure cytologique et le développement présentent des thalles assez différents les uns des autres. Le *Squamaria saxicola* et le *Placodium murorum* offrent entre eux bien des traits de ressemblances. Leur structure rappelle celle des Physciacées-Parméliacées : malgré le caractère appliqué sur le substratum du thalle du *Placodium* et malgré le caractère squamuleux du thalle du *Squamaria*, ces deux Lichens offrent une structure de Lichens foliacés. Au contraire, le *Lecanora subfusca* contracte avec le substratum des rapports si étroits qu'il ne saurait présenter la même structure que les Lichens précédents, relativement indépendants de leur substratum. Non seulement les filaments du *Lecanora subfusca* peuvent pénétrer dans les couches superficielles de l'écorce sur laquelle ils vivent, mais encore la desquamation de cette dernière vaut au Lichen une couche supérieure constamment renouvelée. La différence entre les thalles des deux premières espèces et celui du *Lecanora subfusca* se montre donc liée aux rapports que contracte ce thalle avec le substratum. L'influence du milieu s'exerce nettement sur l'histologie de ces divers Lichens.

Envisagés au point de vue de leurs spermogonies, les Lichens étudiés se répartissent en deux groupes : les uns forment des spermaties aciculaires, droites ou courbées, à l'extrémité de spermatophores aux cellules allongées (*Lecanora subfusca*, *Squamaria saxicola*) ; au contraire, *Placodium murorum* offre des spermogonies dont les spermaties naissent sur le flanc des diverses cellules d'un même spermatophore, rappelant ainsi la structure des spermogonies des *Nephromium* ou des Stictacées.

Par contre, l'histoire de l'apothécie est la même, à de minimas différences près, dans les trois Lichens étudiés. Partout, un ascogone généralement enroulé, formé de cellules uninucléées, se prolonge par un trichogyne susceptible de se ramifier ; le trichogyne,

dont les branches font saillie au-dessus de la surface du thalle, nous apparaît comme un prolongement de l'ascogone sans fonction sexuelle.

Le développement de l'apothécie se poursuit malgré la dégénérescence du trichogyne et sans l'intervention des spermaties.

Chez le *Placodium murorum*, nous avons pu observer un stade fugitif, éphémère, dont l'ascogone présente plusieurs noyaux et qui correspond au stade multinucléé, également éphémère, observé chez les *Physcia* et les *Stictacées* ainsi que chez les *Collémacées*. Plusieurs ascogones rapprochés concourent à la formation d'une même apothécie ; ils forment, en se ramifiant, un massif d'hyphes ascogènes uninucléés dont les rameaux ultimes deviennent plus tard binucléés et voient leurs cellules terminales devenir des asques.

En même temps s'organisent les parties stériles de l'apothécie, les paraphyses, l'excipulum qui forme autour du disque de l'apothécie son rebord propre, enfin le rebord thallin qui naît grâce à la production d'une constriction du thalle qui se produit autour de la jeune apothécie et qui individualise cette dernière. Insistons sur ce point important que, dans aucun cas, nous n'avons vu l'apothécie résulter d'une fécondation préalable.

Les divers caractères des Lécánoracées que nous venons d'étudier peuvent être utilisés pour fixer leur position parmi les autres Lichens.

Le caractère crustacé de leur thalle ne leur fait pas une place particulière dans la classification ; il est trop directement lié au milieu pour posséder une réelle valeur taxonomique ; par contre, le développement des apothécies, les caractères des spermogonies, ceux des ascospores sont des indicateurs taxonomiques plus précieux en raison de la constance qu'ils doivent à leur large indépendance du milieu. Par leurs apothécies semblables les unes aux autres, les Lécánoracées dont nous avons fait l'étude se montrent reliées aux *Physciacées*-*Parméliacées* et aux *Stictacées* qui offrent de semblables ascogones et un même développement ; par contre, les spermogonies permettent de distinguer parmi elles deux groupes représentés l'un par le *Placodium murorum*, affilié aux *Physciacées*-*Parméliacées*, l'autre par le *Squamaria saxicola* et le *Lecanora subfusca*. Le *Placodium* qui paraît ainsi intermédiaire entre les deux autres Lécánora-

cées et les Lichens foliacés se relie encore aux Physciacées par sa structure, par la composition chimique de son thalle, le caractère polariloculaire de ses spores ; sa place paraît bien entre les Physciacées-Parméliacées d'une part et les deux autres Lécánoracées d'autre part. Ainsi se trouve fixée la place, dans la classification, des Lichens dont nous venons de faire l'étude.

DEUXIÈME PARTIE

ÉTUDE CYTOLOGIQUE ET EXPÉRIMENTALE DE LA FORMATION DES PÉRITHÈCES CHEZ LES CHAMPIGNONS DU GENRE NEUROSPORA

CHAPITRE I

LE GENRE NEUROSPORA

Le genre *Neurospora* est l'un des derniers venus dans l'ensemble populeux des genres qui constituent les grands groupes de *Pyrénomycètes*. Il a été créé en 1927 par SHEAR et DODGE pour des Champignons qui jusque là avaient été rapportés à l'ancien genre *Monilia*. Cette création était utile : en effet le nom de *Monilia*, créé jadis par PERSOON (1801), a été appliqué à des Champignons très différents les uns des autres. Le caractère essentiel que lui reconnaissait PERSOON et que traduit son nom, à savoir la disposition des spores en chapelet, se retrouve chez des Champignons très différents et étrangers les uns aux autres. VUILLEMIN, en 1911, a distingué dans leur groupe incohérent deux grandes catégories d'après la manière dont se font les conidies. Les vrais *Monilia*, pour lui, sont des Champignons filamenteux dont les spores doivent leur disposition en chapelet à ce qu'elles bourgeonnent comme des levures en progression basifuge ; dans la nomenclature de VUILLEMIN, les *Monilia* sont des Blastosporés et ainsi se trouvent écartés les Champignons producteurs d'oïdies et ceux qui se reproduisent par de véritables conidies naissant en chapelets basipètes. Parmi les *Monilia*, entendus en ce sens étroit, il en est qui sont remarquables par la couleur généralement carnée de leurs conidies ; ils constituent le groupe

du *Monilia sitophila*. Désigné sous le nom de *Oidium aurantiacum* par LÉVEILLÉ, sous celui de *Penicillium sitophilum* par MONTAGNE (1843), attribué au genre *Monilia* par SACCARDO, le *Monilia sitophila*, ainsi l'appelle-t-on maintenant, a été trouvé fréquemment dans des boulangeries, particulièrement des boulangeries militaires. SHEAR et DODGE (1927) rapportent toute une série de tels cas d'infection de boulangeries depuis 1843 jusqu'à nos jours. Les Champignons développent des spores nombreuses rosées ou orangées à la surface de la pâte.

Plus récemment, le même Champignon, ou un Champignon voisin, a été trouvé dans les régions tropicales par MOELLER (1901) sur des troncs d'arbres carbonisés et signalé par lui sous le nom de *Melanospora erythrea*.

C'est également un Champignon bien voisin des précédents que KITASIMA (1924) a décrit sous le nom de *Monilia aurea* et qu'il a trouvé sur les troncs d'arbres du Japon.

La systématique de ces différentes formes conidiennes est difficile. La connaissance des périthèces est de nature à aider grandement les déterminations.

Les genres *Melanospora*, *Anthostomella*, *Ceratostoma* et d'autres se sont offerts pour recevoir les formes qui gravitent autour de *Neurospora sitophila* et, il y a quelques années, SHEAR et DODGE ont simplifié la nomenclature relative à cette forme en abandonnant pour elle, les divers noms des genres auxquels on l'avait rapportée et en créant pour elle, le genre nouveau *Neurospora*.

Voici, en français, la diagnose (page 1025) fournie par ces auteurs (1927) :

« *Neurospora* genre nouveau. Périthèces en groupes ou épars, lisses ou avec des poils épars, subcoriaces ou subcharbonneux ; ostiole au sommet d'une papille ou d'un bec court ; cavité périthéciale d'origine lysigène remplie d'abord par des hyphes parallèles, septés (paraphyses ?), qui commencent à dégénérer et à disparaître lorsque les jeunes asques apparaissent et ont totalement disparu lorsque les asques sont entièrement développés ; spores hyalines à brun-jaunâtre, d'abord, devenant noires ou noir-verdâtre à maturité, simples, zébrées longitudinalement. Etat conidien du type *Monilia sitophila* ».

On le voit, il s'agit d'un Champignon du groupe des Pyrénos-

mycètes aux périthèces noirs, aux ascospores zébrées longitudinalement et aux conidies du type blastosporé.

La diagnose de quatre espèces du nouveau genre accompagne sa description. *Neurospora sitophila* correspond probablement à l'espèce de MONTAGNE et ses conidies colorent le pain en saumon ou orangé : *Neurospora crassa* a été trouvé sur de la bagasse de canne à sucre : *Neurospora tetrasperma*, est d'origine inconnue ; *N. erythrea* se rencontre sur des souches d'arbres brûlés.

Une particularité intéressante de plusieurs de ces Champignons est que leurs ascospores, non seulement sont résistantes à la chaleur sèche, mais encore exigent souvent l'action de la chaleur sèche pour entrer facilement en germination. En particulier elles demeurent inertes tant qu'elles n'ont pas éprouvé la chaleur d'un foyer ardent ; et ceci explique la présence et le maintien de ces espèces dans les boulangeries où les ascospores peuvent demeurer longtemps vivantes, inertes dans un recoin obscur, et, entraînées avec les poussières de l'air, peuvent recevoir plus tard l'impulsion au développement lorsqu'elles parviennent près de l'entrée du four incandescent au cours de la panification.

Une autre particularité de la biologie des *Neurospora* est dans le fait que certaines de leurs espèces sont hétérothalliques.

SHEAR et DODGE donnent comme telles : *Neurospora sitophila* et *Neurospora crassa*, tandis que *N. tetrasperma* et probablement *N. erythrea* sont homothalliques.

Ces faits ont été nettement établis au cours d'une série de notes pleines d'intérêt signées par DODGE (1927, 1928), SHEAR (1927), WILCOX (1928) en particulier.

La découverte de l'hétérothallisme chez les Champignons supérieurs n'était pas une chose nouvelle. Depuis l'époque déjà lointaine où BLAKESLEE (1904) découvrait l'hétérothallisme des Mucorinées, de nombreux chercheurs, à la suite de Mlle BENSANDE (1917, 1918) et de KNIEP (1917) établirent les conditions de l'hétérothallisme chez les Basidiomycètes. Deux thalles de sexe différent aux cellules uninucléées doivent être mis en présence chez les Basidiomycètes hétérothalliques pour que prenne naissance un mycélium aux cellules binucléées porteur d'anses latérales et producteur de carpophores nouveaux. Ce sont là, on le voit, des conditions différentes de l'hétérothallisme des Mucorinées qui conduisent, par la

rencontre de deux thalles sexuellement différents, à la formation de zygospores ou d'hybrides imparfaits.

Plus récemment, on a signalé des cas d'hétérothallisme chez les Ustilaginées (KNIEP, 1919 ; HANNA, 1929 ; SLEUMER, 1932) ; si l'on en croit les recherches plus récentes de CRAIGIE (1927), les Urédinées elles-mêmes offrent des espèces hétérothalliques. Chez ces dernières, la rencontre de deux thalles de sexe différent, dont l'un au moins est tout d'abord représenté par des spermaties, provoque le développement des écidies.

C'est sous une forme nouvelle que se présentent, chez les Ascomycètes, les phénomènes d'hétérothallisme ; deux thalles doivent être mis en présence pour que prennent naissance les périthèces. Si nous ne retenons pas le cas de *Glomerella cingulata* qui s'explique par une erreur d'interprétation des aspects offerts par des cultures dispermes d'une espèce en fait homothallique, *Ascobolus magnificus* de DODGE (1920), *Penicillium luteum* de DERX (1925), *Ascobolus carbonarius* de BETTS (1926), *Humaria granulata* de GWINNE-VAUGHAN et WILLIAMSON (1930), peut-être *Ophiobolus Cariceti* de KIRBY (1923) se montrent hétérothalliques. C'est également le cas de plusieurs *Neurospora* et l'étude soigneuse que DODGE et ses collaborateurs ont faite de différentes espèces de ce genre valent à ce dernier une place en vue parmi les Champignons à la connaissance desquels est liée la conception que les mycologues modernes retiendront de la sexualité chez les Ascomycètes.

C'est de différentes espèces ou mieux différentes souches de *Neurospora* du groupe *sitophila* que nous avons fait l'étude expérimentale dont on lira plus tard les résultats ; nous présenterons ces derniers lorsque nous aurons indiqué les différentes souches qui ont servi à nos recherches et lorsque nous aurons étudié les caractères des mycéliums, des conidies, des sclérotés et des périthèces de ces Champignons.

CHÂPITRE II

L'APPAREIL VÉGÉTATIF DES NEUROSPORA ET LES GRANDES LIGNES DE LEUR DÉVELOPPEMENT

Les recherches que nous avons poursuivies sur les *Neurospora* ont été effectuées à l'aide d'un certain nombre de souches d'origines différentes et que nous allons tout d'abord énumérer.

Neurospora tetrasperma SHEAR et DODGE.

Nous avons tout d'abord disposé d'un certain nombre des espèces étudiées par DODGE et ses collaborateurs, dont on peut obtenir des cultures du Centraalbureau voor Schimmelculturen de Baarn (Hollande).

C'est tout d'abord le *Neurospora tetrasperma*, une forme remarquable par ses asques tétrasporés, par ses spores binucléées et le caractère homothallique de son mycélium. SHEAR et DODGE (1927) ont fourni la diagnose de cette espèce ; nous en reproduirons ci-dessous les traits essentiels : Sur le moult de maïs gélosé, les colonies produisent de petites touffes saumon pâle de conidiophores ascendants, cloisonnés, dichotomes, aux conidies en chaînes, globuleuses ou subglobuleuses, lisses, hyalines ou saumon pâle en masse ; leur diamètre est de 8-11 μ , le plus souvent de 8-9 μ . Les périthèces sont grégaires ou épars, superficiels ou immergés, lisses ou légèrement duvetés, jaunes puis brun foncé ou noirs, de 250-300 μ de diamètre, à parois épaisses, subcoriaces, à ostiole obtuse au sommet d'une papille ; ascospores au nombre de 4 par asque, unisériées, zébrées longitudinalement, d'abord olivacées puis brun-foncé ou noires, de 29-35 μ sur 14-16 μ , la plupart du temps 30-31 μ sur 15 μ .

Les cultures originales de cette espèce proviennent de la Guinée allemande où l'espèce a été recueillie sur un substratum

inconnu. DODGE (1928) a montré que certaines souches de *Neurospora tetrasperma* peuvent être hétérothalliques, lorsqu'elles tirent leur origine de spores de petite taille, sans doute uninucléées.

Nous n'avons rien à ajouter aux données précédentes.

Neurospora sitophila SHEAR et DODGE.

D'après les données de SHEAR et DODGE (1927) les caractéristiques de cette espèce sont les suivantes : les conidies, de couleur pâle saumon à orange en masse, ont 10 à 12 μ de diamètre et le plus souvent de 10 à 11 μ . Les périthèces atteignent un diamètre de 200 à 300 μ ; les asques sont octosporés ; les ascospores, zébrées longitudinalement, sont à zébrures moins nombreuses que dans l'espèce précédente (16 à 17 au lieu de 20) ; les ascospores sont olivacées, puis noir verdâtre sombre ; elles ont de 20 à 26 μ sur 10 à 15 μ et le plus souvent de 23 à 25 μ sur 13 à 15 μ .

Notre matériel, emprunté à des cultures du Centraalbureau voor Schimmelculturen de Baarn, a été cultivé sur moût de maïs gélosé préparé suivant le procédé de DODGE (1927) (1).

Maintenues à la température du laboratoire (18° environ) ou à celle de l'étuve (22°), nos cultures ont produit des périthèces plus exubérants que ceux de DODGE ; nous leur attribuons les caractères suivants :

Périthèces,	longueur : 890 μ
	largeur : 580 μ
Asques,	longueur : 280 μ
	largeur : 16 μ
Ascospores,	longueur : 26 μ
	largeur : 14 μ

L'espèce est originaire d'Allemagne ; elle est hétérothallique ; SHEAR et DODGE désignent les deux thalles de signes opposés sous les noms, de *A* et *B*. Les mycéliums *A* et *B* sont très semblables l'un à l'autre.

(1) 125 gr. de farine de maïs sont mis dans 3 litres d'eau dont on maintient la température à 60° au bain-marie pendant 1 heure pour hydrolyser l'amidon. Le tout est filtré sur papier ; on complète à 3 litres et on additionne de 1 gr. 25 de gélose ‰.

On chauffe pour dissoudre l'agar et on répartit dans des tubes ou dans des boîtes de Petri ; on stérilise à 120°.

Neurospora sitophila souche Whipple.

Nous désignons sous ce nom un *Neurospora* qui a été apporté dans notre laboratoire par le biologiste américain Dr Old. Whipple. Les caractères du *Neurospora sitophila* souche Whipple sont les suivants :

Couleur des conidies en masse : saumon pâle.

Taille des conidies : 7-11 μ (moyenne 8,6 μ) sur 5-8 μ (moyenne 6,7 μ).

Les périthèces n'ont été obtenus que très rarement dans nos cultures en présence du *Neurospora sitophila* A de la souche précédente.

Ce Champignon, d'origine américaine, a été isolé d'un foie humain malade. Il a été cultivé à Paris par le Dr LANGERON qui a bien voulu nous indiquer que cette souche avait la valeur de la souche B du *Neurospora sitophila* des cultures de DODGE, fait que nos expériences ont confirmé.

Neurospora sitophila forme albinos.

Nous devons à DODGE la communication d'un tube de culture renfermant avec le *N. sitophila* une forme asporique de cette même espèce qui, ne produisant pas de conidies, fournit des cultures incolores. Nous avons nous-même refait cet isolement. Le *Neurospora* que nous avons obtenu produit des périthèces lorsqu'on le cultive avec *N. sitophila* A. Il a donc la même valeur que le *Neurospora sitophila* B.

Taille des périthèces : environ 600 μ sur 520 μ

Asques de 260 μ de longueur, 20 μ de largeur

Spores nées par huit, zébrées, taille des spores : 20-28 μ sur 12-16 μ .

Neurospora sitophila, souche de Bordeaux.

Nous rapportons au *Neurospora sitophila* une souche sur laquelle nous avons plus particulièrement travaillé et qui a été l'origine de nos toutes premières expériences sur les *Neurospora*. Il s'agit d'un Champignon de couleur rose qui a été rencontré dans des cultures de Champignons de couche établies en vue de la préparation industrielle du Blanc de Champignon. La couleur

rose des cultures est due à l'abondance des conidies. Le développement de la moisissure est d'une grande exubérance, telle que le Champignon traverse les ouates et les gazes qui sont employées pour obturer les bords qui le renferment et qu'il s'insinue entre le couvercle et le bocal lui-même. Il nous a été facile de faire sur

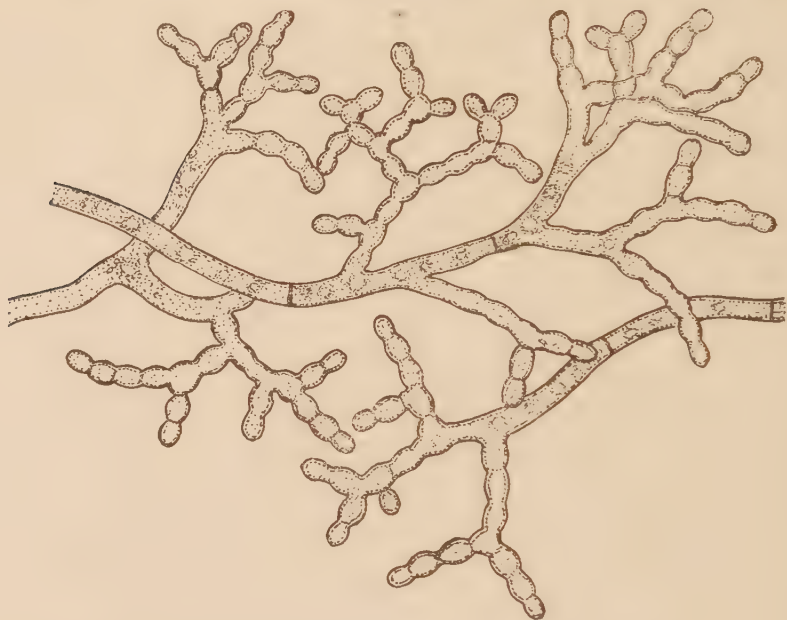


Fig. 4. — *Neurospora sitophila* Shear et Dodge, souche de Bordeaux.
Conidiophore et conidies.
Grossissement 400.

divers milieux l'étude de ce Champignon. Ses fructifications sont du type de la fig. 4 qui représente un conidiophore et les chapelets de conidies portés par lui.

Nous avons rapporté provisoirement au genre *Monilia* ce Champignon et nous l'avons rapproché des *Monilia* qui entrent dans le cycle évolutif des *Neurospora*. L'attribution de ce *Monilia* des cultures du Champignon de couche au *Neurospora* nous a été confirmée par le fait que des sclérotés sont formés par lui, comme on le verra plus loin, et que leurs débuts sont identiques à ceux des périthèces du *Neurospora*. Enfin la détermination du Champignon s'est précisée

lorsque nous eûmes obtenu des périthèces en le plaçant en présence de plusieurs des *Neurospora* précédents. En particulier, nos cultures ont présenté des périthèces lorsque nos *Monilia* se sont trouvés, soit avec le *N. sitophila* A, soit avec *N. sitophila* asporique de race A, soit encore avec *N. tetrasperma*. On pourra peut-être penser que dans ce dernier cas, les périthèces sont des hybrides, mais nous verrons plus tard quelle réserve mérite cette interprétation. Toujours est-il que notre *Monilia* s'est comporté vis-à-vis de *N. sitophila* de race A comme s'il était lui-même un *Neurospora sitophila* de race B. Par l'ensemble de ces caractères il se rapproche suffisamment de *N. sitophila* pour que nous le considérions comme une souche de cette espèce de la même valeur que *N. sitophila* B.

Ses caractères sont les suivants :

Les conidies, de couleur saumon orangé, ont en moyenne $9,2\ \mu$ sur $7,6\ \mu$.

Les périthèces, obtenus sur moût de maïs gélifié, ont une hauteur moyenne de $865\ \mu$ sur $608\ \mu$ de large. Les asques mesurent environ $270\ \mu$ sur $21\ \mu$. Quant aux ascospores, zébrées longitudinalement, formées par huit dans chaque asque, elles ont une longueur de $22\ \mu$ et une largeur de $13\ \mu$ en moyenne.

Telles sont les différentes souches de *Neurospora* sur lesquelles porte la présente étude. *N. tetrasperma* par ses asques tétrasporés mérite d'être considéré comme une espèce différente des autres. Quant aux autres souches, très voisines les unes des autres, elles se laissent rapporter à la même espèce *N. sitophila*, dont elles constituent autant de clones : *N. sitophila* apparaît ainsi comme une espèce collective formée par divers clones dont cinq ont été mis entre nos mains.

La souche de Bordeaux a été fréquemment utilisée par nous et les descriptions qui suivront dans ce chapitre lui seront relatives toutes les fois que le contraire ne sera pas expressément indiqué.

Il y a, pour les mycéliums d'un *Neurospora*, deux origines possibles : ils proviennent de la germination des ascospores ou bien de la germination des conidies.

Les ascospores, formées en général au nombre de huit, sont le plus ordinairement d'une taille uniforme dans chaque asque ; pourtant il nous est arrivé d'observer des variations de taille,

l'une des huit spores étant un peu plus grande que chacune des autres.

Des variations plus considérables de la taille des ascospores accompagnent des variations de leur nombre. Il arrive que certains asques ne renferment que sept, ou même six ou cinq spores. Dans ces cas, certaines spores se montrent très grandes par rapport aux autres. C'est ainsi que nous avons rencontré, dans des asques de moins de huit spores, des ascospores souvent très allongées et ayant entre 39 et 94 μ de long et de 12 à 20 μ de largeur.

Les ascospores sont zébrées longitudinalement ; sous le nom de zébrures, nous désignons des bandes longitudinales plus foncées alternant avec des bandes plus claires, et qui au premier abord donnent l'impression de sillons disposés suivant des méridiens de la spore. En fait, la spore ne montre à sa surface ni sillons ni crêtes, ainsi qu'on peut s'en rendre compte dans des coupes transversales : des différences de composition de la membrane suivant les bandes longitudinales entraînent seules l'ornementation zébrée de la spore.

Les ascospores offrent, lors de la germination, les aspects représentés par la figure 5.

La spore qui germe, de couleur foncée, forme bien souvent à ses deux extrémités un tube germinatif. Chacun s'allonge en un filament qui se ramifie bientôt et plus tard se cloisonne.

La germination des ascospores est dans beaucoup d'espèces de *Neurospora* difficile à obtenir. Elle ne se fait parfois qu'après chauffage et c'est précisément le cas des ascospores que nous a fournies notre *Neurospora* de Bordeaux dans les cultures où il était avec *N. sitophila* A. Pour obtenir la germination de ses ascospores, nous avons procédé de la manière dont DODGE (1928) a opéré pour obtenir la germination de certaines espèces d'*Ascobolus*. Quelques ascospores sont répandues à la surface d'un milieu stérilisé de moût de maïs agarisé placé dans des boîtes de Petri. Le tout est laissé dans une étuve réglée de manière que la température croisse graduellement pendant 20 à 30 minutes jusqu'à 90°. Cinq heures après avoir subi le traitement, l'ascospore est prête à la germination. Nous ne savons pas dire quelles modifications la température élevée a apporté à l'ascospore, pour la rendre apte à la germination.

Ces mêmes ascospores, dans un petit nombre de cas, se sont

montrées propres à la germination sans aucun chauffage préalable. L'observation a été faite dans les conditions suivantes. Entre une lame de verre et une lamelle, nous avons écrasé un périthèce en vue d'en examiner les ascospores. Nous avons laissé par hasard jusqu'au



Fig. 5. — *Neurospora sitophila* Shear et Dodge, souche de Bordeaux.
Germination des ascospores.
Grossissement 400.

lendemain, soit environ 12 heures, la préparation à la température ordinaire du laboratoire. Examinant à nouveau la préparation, nous avons observé que les spores étaient entrées en germination.

Les ascospores de *Neurospora* offrent donc, dans leur facilité de germination, une certaine variabilité. Celle-ci n'est qu'un cas particulier des variations nombreuses dont les *Neurospora* sont susceptibles, comme nous allons le voir.

Les conidies sont les formes habituelles de la reproduction des *Neurospora*. Elles sont de deux sortes :

D'une part, le mycélium se cloisonne en éléments à peine plus longs que larges, qui se renflent dans leur partie centrale et qui, en se désarticulant, fournissent une poussière d'éléments reproducteurs. Ces derniers sont des arthrospores.

En outre, le mycélium est susceptible de bourgeonner à son sommet des cellules capables de former à leur tour un bourgeon à leur extrémité (Fig. 4). Le bourgeon grandit, une cellule nouvelle bourgeonne et ainsi se constituent au sommet d'un conidiophore des chaînettes de spores qui se sépareront ultérieurement et dont chacune est une blastospore : une conidie étant capable de fournir des bourgeons en plusieurs points de sa surface, les chaînettes qu'elle forme sont souvent ramifiées.

On le voit, les moyens de dissémination des *Neurospora* permettent la formation d'un nombre d'éléments reproducteurs très considérable. Ainsi s'explique la rapidité de l'invasion par les *Neurospora* de leurs milieux de culture. En particulier, la souche de Bordeaux est très envahissante pour les cultures industrielles préparatoires à l'obtention du Blanc de Champignon et dont il est l'hôte fort indésirable.

Les conidies ainsi formées, arthrospores ou blastospores, sont des cellules ovoïdes, colorées, de couleur claire, rose saumon, dans la souche de Bordeaux, et chacune renferme plusieurs noyaux. Leur germination se fait sans qu'il soit nécessaire de leur faire subir aucun chauffage. Ces spores germent dans l'eau et dans divers milieux liquides avec la plus grande rapidité.

En raison de la présence du *Neurospora* dans les cultures faites en vue d'obtenir le Blanc de Champignon de couche, nous avons recherché les moyens de lutte à opposer à la rapide invasion de ce parasite et nous avons soumis ses spores à l'action des diverses fongicides.

Les spores du *Neurospora sitophila*, souche de Bordeaux, se sont montrées très résistantes : ainsi, elles continuent à germer

lorsqu'elles ont subi l'action prolongée pendant 1 heure d'une solution concentrée de sulfate de cuivre ; une solution plus diluée, à 1 %, préserve également le pouvoir germinatif des conidies. Elles germent encore quand elles ont subi pendant une heure l'action du formol à 40 %.

Nous avons été plus heureuse par l'action de la chaleur. Au bout de cinq minutes dans la vapeur d'eau bouillante, les spores cessent de pouvoir germer ; elles conservent leur pouvoir germinatif après 30 secondes de séjour dans l'eau bouillante, mais après une minute de ce traitement, elles refusent de germer.

Le mycélium qui résulte de la germination des ascospores ou des conidies est un mycélium cloisonné, ramifié, renfermant dans ses cellules de nombreux noyaux (Pl. X, fig. 1), un grand nombre de corpuscules métachromatiques situés dans des vacuoles, décelables par leur coloration rouge par le bleu polychrome, des gouttelettes d'huile colorées en rouge par le Rouge Soudan et en noir par l'acide osmique. La cloison qui sépare les cellules d'un filament montre parfois des synapses (Pl. X, fig. 2) ; cette dernière remarque a été faite en examinant au microscope un matériel vivant et coloré par le Rouge Congo. D'autre part, il se fait parfois un épaississement circulaire au niveau des cloisons dans la région externe de la membrane (Pl. X, fig. 1).

Le mycélium se développe à la surface du milieu nutritif formant d'abord un duvet de couleur blanche qui devient rose au fur et à mesure que les conidies se font plus nombreuses. Ces filaments circulent également dans les couches superficielles du milieu nutritif jusqu'à une profondeur d'une dizaine de centimètres.

Dans certains cas, ce mycélium a affecté un mode de végétation particulier. Il se pelotonne (Pl. X, fig. 3 et 4), enroulant ses rameaux sur eux-mêmes, comme le font certains Champignons parasites dans la cellule de leur hôte.

Entre les rameaux d'un même mycélium, il s'établit des anastomoses multiples (Pl. X, fig. 5 et 6).

Il arrive que, dans les cellules un peu âgées de *Neurospora*, le mycélium s'appauvrit et se vide de son contenu protoplasmique dans certaines régions au profit d'autres où il s'accumule. On observe alors de place en place, sur le trajet des filaments, des cylindres protoplasmiques qui bientôt sont limités à leurs extrémités par des

cloisons convexes du côté vide de protoplasme. Plus tard, on voit, à leurs extrémités, ces cylindres protoplasmiques entrer en germination et émettre des filaments grêles qui circulent à l'intérieur de tubes mycéliens vides et peuvent s'y anastomoser (Pl. X, fig. 7 et 8).

Le mycélium de *Neurospora* se montre susceptible de phototactisme. Les filaments porteurs de conidiophores se dirigent vers la lumière au cours de leur croissance (Pl. VIII, fig. 1). Ils sont encore, semble-t-il, capables d'un aérotactisme prononcé; celui-ci se manifeste par la tendance du mycélium à sortir des enceintes où on le cultive. En boîte de Petri, il s'insinue entre le bord et le couvercle, et vient former des conidies nombreuses dans l'espace annulaire qui sépare les deux parties de la boîte de Petri. Dans les tubes fermés par un bouchon d'ouate, le mycélium traverse ce dernier, mêlant ses filaments aux fibres du tampon, et vient former ses conidies au dehors.

Lorsqu'on suit pendant quelque temps le développement de cultures issues d'une même souche, il est fréquent qu'on puisse y observer des variations.

Les unes sont des variations spontanées. Ainsi il est fréquent d'observer des variations de couleur; celle-ci devient plus ou moins foncée, passe du saumon à l'orange ou inversement.

Les spores peuvent se former plus ou moins nombreuses et quelquefois, on obtient une race asporique au mycélium entièrement incolore. DODGE (1931) avait observé le phénomène chez le *Neurospora sitophila* (souche Arlington) et nous avons eu l'occasion de le voir se produire dans notre souche de Bordeaux. Cette diminution de la production des spores se voit particulièrement dans les vieilles cultures, dont il est souvent possible d'extraire des races asporiques.

D'autres variations du mycélium sont des variations provoquées; en particulier, des spores que nous avons soumises à l'action de la chaleur d'une manière insuffisante pour les tuer ont montré d'intéressantes variations dans le sens du phototactisme de leur mycélium. Alors que des spores non traitées offrent un phototropisme positif (Pl. IX, fig. 1) les spores chauffées ont fourni un mycélium négativement phototrope (Pl. IX, fig. 2). Ces expériences ne sont pas sans rappeler les mutations obtenues par BARNES (1930)

chez les Champignons par l'action de la chaleur sur leurs spores.

Nos cultures de *Neurospora* ont montré des sclérotés sous la forme de productions massives formées de filaments enchevêtrés et répandues à la surface des milieux nutritifs ou dans leur couche superficielle. Nous consacrerons le chapitre prochain à l'étude de ces sclérotés et à leur identification, nous indiquons seulement ici qu'ils

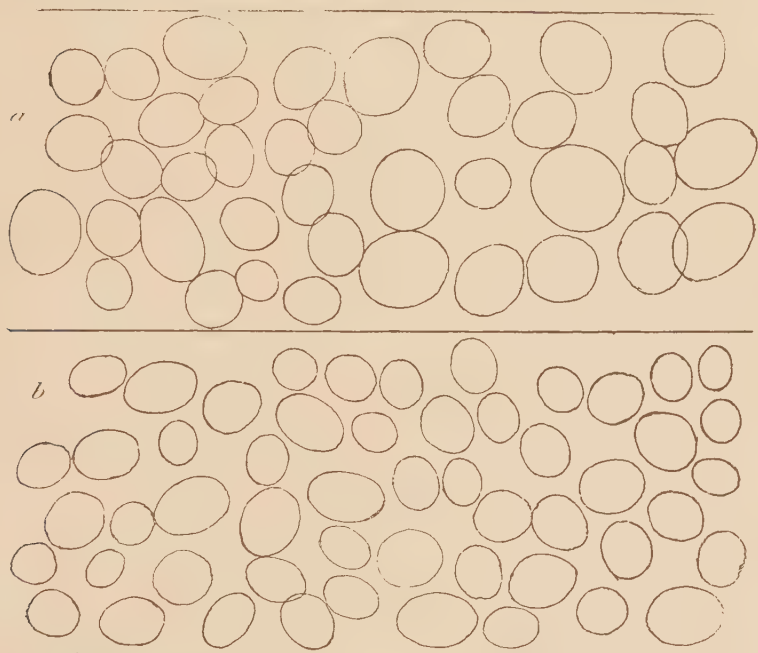


Fig. 6. — Comparaison des conidies du *N. sitophila*, souche de Bordeaux (a) et du *N. sitophila* A, souche de Dodge (b).
Grossissement 1000.

se sont montrés très variables. Parfois ils demeurent à l'état d'un seul peloton de taille réduite ; d'autres fois, ils s'accroissent et forment des tubercules plus volumineux atteignant trois quarts de millimètre et prenant une couleur noire plus ou moins foncée. On pourrait alors les confondre avec les périthèces. Nous verrons plus tard le déterminisme de ces variations. Indiquons que de tels sclérotés se forment lorsque le *Neurospora sitophila*, souche de Bordeaux, se trouve dans une même culture à proximité de *Neurospora*, souche Whipple.

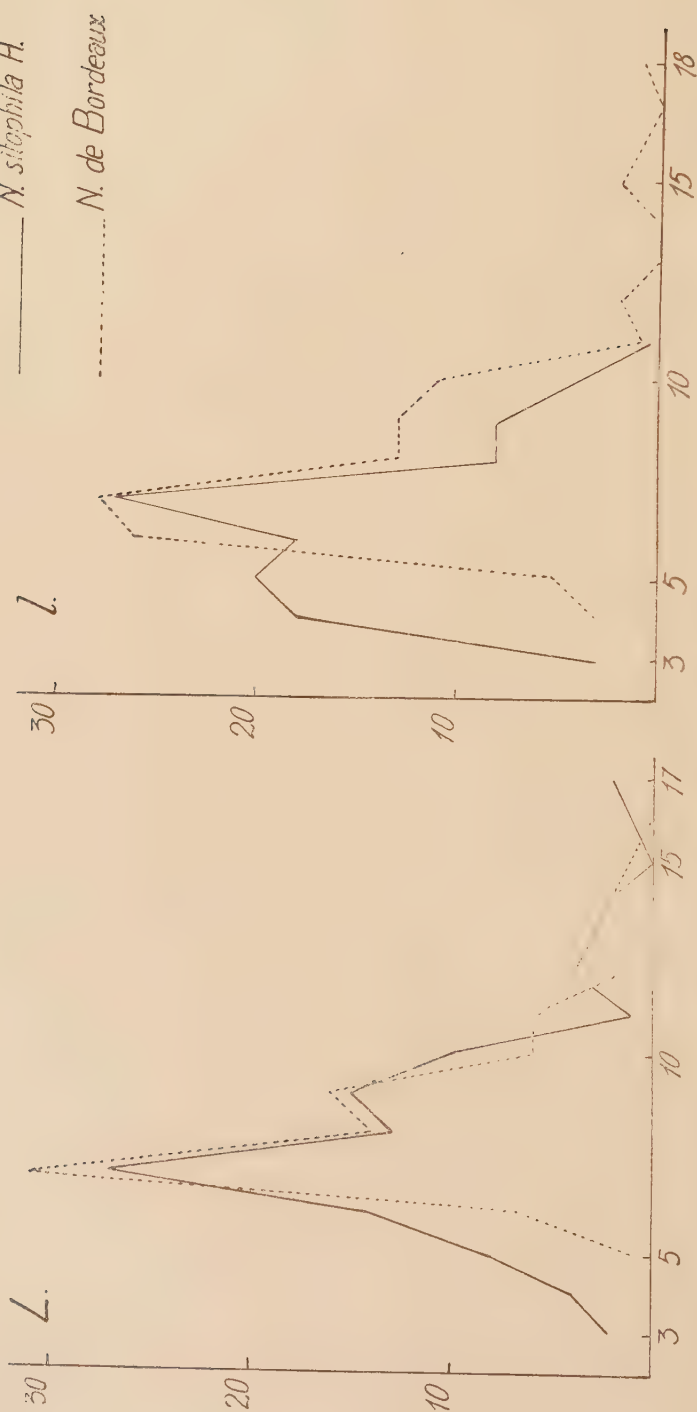


Fig. 7. — Polygones de variation de la longueur (L.) et de la largeur (l) des conidies du *N. sitophila A.* (trait plein) et du *N. sitophila*, souche de Bordeaux (trait interrompu).

Notre *Neurospora*, souche de Bordeaux, s'est également montré propre à la formation des périthèces. Toutefois, ces organes ne se forment jamais lorsque la souche de Bordeaux est maintenue à l'état de culture pure. Il s'en fait par contre lorsque, dans les cultures, ce *Neurospora* est confronté avec un autre mycélium et en particulier avec celui de *N. sitophila* A de DODGE. De là résulte que le *Neurospora* souche de Bordeaux représente l'un des thalles d'un Ascomycète hétérothallique et puisqu'il donne des périthèces avec la forme A du *Neurospora sitophila*, il a la même valeur que la forme B. Il est important de noter qu'il existe des différences morphologiques entre le *Neurospora sitophila* A et le *Neurospora* souche de Bordeaux. Elles s'expriment par les différences de leurs conidies, inappréciables lorsqu'on compare une conidie de l'un des thalles avec une conidie de l'autre, déjà plus visibles si on oppose les dessins d'un grand nombre de spores de l'un et l'autre thalle (fig. 6, a et b), elles deviennent bien nettes si on compare les polygones de variation de la longueur des conidies produites par les deux mycéliums (fig. 7); on se rend compte alors que les conidies de la souche de Bordeaux sont plus longues que celles de *Neurospora sitophila* A de DODGE.

Nous discuterons plus tard la question de savoir si ces deux mycéliums représentent deux sexes différents.

De tout ce qui précède, des variations dans la couleur, dans la taille des spores, dans le phototropisme, de l'existence de nombreuses formes de *Neurospora* très voisines les unes des autres, il résulte que ces Champignons constituent un matériel très variable, probablement en voie de mutation, très sensible aux actions extérieures. A ce titre, il se montre propre aux recherches d'ordre expérimental auxquelles nous nous sommes livrée et qui seront exposées plus loin.

CHAPITRE III

LES SCLÉROTES

Plusieurs espèces de souches de *Neurospora* produisent dans les cultures une dizaine de jours après l'ensemencement, et parfois avant, un certain nombre de granules incolores, visibles à l'œil nu, qui prennent, quelques jours après, l'aspect de petits tubercules d'une couleur brun foncé. Une note préliminaire (MORUZI, 1930) a fait connaître leurs caractères et leur signification. On trouve ces formations en particulier chez les formes hétérothalliques comme *Neurospora sitophila* A et B et comme le *Neurospora sitophila*, souche de Bordeaux. On les observe particulièrement dans les cultures qui ne renferment qu'un mycélium d'un seul sexe.

Ces formations se présentent au microscope comme un enchevêtrement de filaments serrés, à l'intérieur duquel ne se laisse voir en général aucune formation particulière. Cependant, lorsqu'on étudie de tout jeunes sclérotés, on leur reconnaît une structure qui permet d'y voir des périthèces avortés.

A leur origine on trouve en effet une formation filamenteuse (Pl. XI, fig. 1), cloisonnée en compartiments multinucléés, au protoplasme riche et qui rappelle tout à fait les productions décrites par F. et Mme MOREAU (1930) comme des ascogones de *Neurospora*. Un peu plus tard, les cellules deviennent plus nombreuses, s'écartent les unes des autres et apparaissent alors, en coupe, séparées les unes des autres par des filaments végétatifs ordinaires. Il arrive que ce peloton ascogonial se prolonge par un filament rectiligne, aux cellules plurinucléées, qui constitue un trichogyne bientôt dégénéré (Pl. XI, fig. 2,3). Un peu plus tard, une enveloppe est constituée autour des formations précédentes et le tout rappelle un jeune périthèce dont le primordium est l'ascogone : les sclérotés sont donc des périthèces arrêtés dans leur développement comme un certain nombre d'Ascomycètes sont susceptibles d'en présenter.

Rappelons en particulier que Mrs GWINNE-VAUGHAN (1930) décrit, chez l'*Humaria granulata*, de tout jeunes périthèces qui avortent dans les tubes des cultures renfermant une seule des deux races de cette espèce hétérothallique. De semblables arrêts de développement s'observent d'une façon très fréquente, ainsi que F. et Mme MOREAU l'ont montré chez les Lichens où des apothécies commencent à se faire par la production d'un ascogone enroulé dont les cellules avortent plus ou moins tôt. Ces phénomènes sont particulièrement répandus chez les Stictacées où les ascogones, b'entôt arrêtés dans leur développement, s'observent dans des espèces chez lesquelles, pratiquement, il ne se fait point d'apothécies. S'agirait-il, dans ces cas, de Champignon; hétérothalliques dont une race isolée à l'état symbiotique manque du concours de l'autre pour assurer le développement complet des apothécies ?

Des formes plus proches des nôtres offrent des phénomènes analogues. F. MOREAU (1917) a décrit les bulbilles des *Eidamia* comme résultant du développement d'un rameau ascogonial qu'enveloppent quelques filaments recouvrants. Les spores du *Spirospora Castagneae* décrit par MANGIN et VINCENS (1920) sont peut-être, d'après F. MOREAU, des productions homologues d'un périthèce qui ne dépasse pas le stade ascogonial. Que telle est bien la signification des sclérotés que nous venons de décrire chez le *Neurospora sitophila*, souche de Bordeaux, résulte du fait que ces mêmes sclérotés observés, non plus dans les cultures monospermes, mais dans une culture qui réunit des mycéliums de signes contraires de cette forme hétérothallique, poursuivent leur développement et se transforment en périthèces.

En résumé, nous observons donc dans des cultures de *Neurospora* hétérothalliques ne renfermant que les mycéliums d'un seul sexe, des tubercules, des sclérotés à l'origine desquels est un rameau ascogonial et qui ont par suite la valeur d'un périthèce avorté.

D'autres faits que les précédents viennent plaider en faveur de la même interprétation. Dans quelques cultures, il arrive que les sclérotés se développent plus qu'il a été dit précédemment. Ils prennent une taille plus grande, noircissent davantage et, à l'œil nu, rappellent des périthèces. Quelquefois même, ils s'allongent à l'une de leurs extrémités en simulant un bec comparable à celui des périthèces eux-mêmes.

L'étude cytologique de ces sclérotas de grande taille confirme que ce sont des périthèces dont le développement ne se fait pas jusqu'au bout. En effet, chez certains d'entre eux la formation ascogoniale plurinucléée du début a fait place à des hyphes aco-gènes aux cellules uninucléées.

Ces formations ont été observées en particulier chez le *Neurospora*, souche Whipple, dans le *Neurospora*, souche de Bordeaux, et dans le *Neurospora sitophila* A de DODGE, lorsque leurs mycéliums sont mis en présence d'un mycélium du signe opposé au leur. Il s'agit donc, dans tous ces cas, de périthèces qui sont arrêtées plus ou moins précocement dans leur développement. En l'absence de mycélium de signe opposé au leur, les sclérotas demeurent petits et en restent aux stades initiaux d'un périthèce; en présence d'un mycélium de signe opposé au leur, ils se développent davantage. Le mécanisme de l'action des mycéliums de signes opposés les uns sur les autres sera éclairci dans un chapitre suivant.

CHAPITRE IV

LES PÉRITHÈCES — ÉTUDE CYTOLOGIQUE

L'étude cytologique des périthèces de *Neurospora* présente un intérêt spécial en raison des recherches qui ont été consacrées aux Champignons de ce genre par SHEAR et DODGE (1927). Ce n'était point la première fois qu'on étudiait le développement des périthèces d'un Pyrénomycète, mais les recherches des deux mycologues précédents ont conféré au genre *Neurospora* une importance particulière. Ces auteurs ont établi que certaines espèces de *Neurospora* sont hétérothalliques ; ils ont montré que deux mycéliums de signes opposés sont nécessaires pour que des périthèces se forment. Ne saurait-on conclure de là, que des phénomènes de sexualité sont évidents dans ces Ascomycètes et que par suite on doit trouver, à l'origine de leurs périthèces, des phénomènes de fécondation ?

La recherche des phénomènes cytologiques du développement des périthèces de *Neurospora* a été faite récemment par F. et Mme MOREAU (1930). Ces auteurs ont travaillé sur diverses espèces de *Neurospora*, dont l'une, *Neurospora tetrasperma*, est homothallique et dont deux autres, *Neurospora sitophila* et *Neurospora crassa*, sont hétérothalliques. Dans les deux cas, le développement se fait de la même manière. L'ascogone jeune est de structure plurinucléée. Il se cloisonne en compartiments d'abord plurinucléés, puis se développant davantage, il se divise en cellules uninucléées. Il engendre enfin des hyphes ascogènes aux cellules uninucléées et qui demeurent tels jusqu'à la fin de leur évolution. Au sommet, leurs rameaux se recourbent en crochets du type dangeardien. L'asque, première cellule binucléée qu'offre le développement, voit ses deux noyaux se fusionner ; trois mitoses surviennent et il se forme, chez *Neurospora tetrasperma*, quatre spores binucléées, chez *Neurospora sitophila* et *Neurospora crassa*, huit ascospores qui naissent uninucléées. Au cours de ce développement, on ne rencontre aucun phéno-

mène de copulation, il n'y a pas de fusion de noyau à l'origine des périthèces ; enfin, il est important de noter que l'asque est la première cellule binucléée qui apparaisse dans l'histoire des périthèces. Cette cellule se forme au sommet d'un hyphe ascogène aux cellules uninucléées.

Ces derniers faits sont remarquables. A la lecture des travaux de DODGE et de ses collaborateurs, on est tenté de penser que le signe + ou — du mycélium dans les *Neurospora* hétérothalliques, signe qui se décide, semble-t-il, au moment de la réduction chromatique, est lié au noyau, et on s'étonne dès lors de voir l'asque, siège d'une fusion de noyaux, naître d'une file de cellules à un seul noyau. Nous avons tenu à revoir nous-même, dans un cas nouveau, l'histoire de ces périthèces, si importante pour la connaissance des phénomènes du développement des Ascomycètes. Nous avons soumis à l'étude cytologique les périthèces qu'on obtient en réunissant dans une même culture, d'une part, le *Neurospora sitophila* de race A des cultures de DODGE et d'autre part notre *Neurospora sitophila*, souche de Bordeaux.

Nous avons obtenu des périthèces nombreux et nous avons pu faire de ceux-ci une étude cytologique complète. Cette dernière nous a fourni les mêmes résultats que l'étude des espèces précédentes avait donnée à F. et Mme MOREAU ; aussi nous suffira-t-il de renvoyer aux figures par lesquelles nous représentons les stades que nous avons observés.

Nous représentons (Pl. XI, fig. 4, 5) les jeunes stades du développement de l'apothécie : L'ascogone de structure multinucléée commence, surtout dans la fig. 5, à se ramifier et à se cloisonner.

Dans la fig. 6, nous avons représenté la base d'un périthèce. Dans la partie profonde, au contact des cellules à contenu pauvre qui forment l'enveloppe, les hyphes ascogènes se présentent comme formés de cellules uninucléées au noyau relativement gros et au protoplasme abondant ; au-dessus, apparaissent les premières cellules binucléées dont quelques-unes sont déjà transformées en asques offrant un gros noyau de fusion.

Enfin, dans la fig. 7, nous présentons un asque au terme de son évolution, au moment où il renferme des ascospores dont chacune est uninucléée.

De l'examen de nos préparations résulte que, conformément

aux données recueillies sur le *N. sitophila*, *N. crassa* et *N. tetrasperma*, l'histoire des périthèces que nous avons étudiées ne comporte pas d'autre fusion de noyaux que celle qui prend place dans l'asque, et que cet organe se fait au sommet d'une file de cellules uninucléées.

Depuis le travail cité plus haut, F. MOREAU (1931) a indiqué quelles hypothèses pouvaient être faites pour expliquer qu'il puisse y avoir hétérothallisme chez les *Neurospora* sans qu'il y ait en même temps de copulation d'organes, de fusions de noyaux à la base des périthèces.

Pour se figurer les liens encore inconnus qui unissent, chez les Ascomycètes hétérothalliques, le rapprochement des races + et — et la formation des périthèces, il a invoqué les hypothèses suivantes : des anastomoses précoces dans les cultures mixtes entre le mycélium + et — et la production grâce à elles d'un mycélium nouveau capable, comme un mycélium homothallique, de produire les ascospores et d'édifier des périthèces ; un haptotactisme, grâce auquel un mycélium produirait des ascogones au contact du mycélium du signe opposé au sien ; enfin une modification du milieu par l'un de ces mycéliums le rendant propre à permettre la formation des ascogones par l'autre. Des recherches poursuivies en collaboration avec M. F. MOREAU (1931) nous ont montré que c'est précisément cette hypothèse qui est vérifiée. L'un des mycéliums nous paraît émettre dans le milieu de culture une substance, qui, agissant sur l'autre, provoque le développement de ses périthèces. Le chapitre qui suit sera consacré à l'exposé de ces dernières recherches.

CHAPITRE V

LES PÉRITHÈCES — ÉTUDE EXPÉRIMENTALE

Les observations rapportées au chapitre précédent et relatives à l'histoire cytologique des périthèces des *Neurospora* portent le trouble dans l'esprit du mycologue qui connaît par ailleurs les résultats obtenus par SHEAR et DODGE (1927) dans la recherche du déterminisme de la formation des périthèces chez ces mêmes Champignons. D'une part, il n'y a aucun phénomène de fécondation à l'origine du périthèce, d'autre part, chez les *Neurospora* hétérothalliques, apparaît la nécessité de la mise en présence de deux thalles différents qui semblent bien être les représentants de deux sexes opposés. C'est pour concilier ces résultats, à première vue opposés les uns aux autres, que nous avons entrepris toute une série de recherches expérimentales sur la formation des périthèces chez les formes hétérothalliques des *Neurospora* (F. MOREAU et C. MORUZI, 1931).

Tout d'abord, nous avons émis l'hypothèse que, malgré le soin que nous avons mis à suivre l'histoire cytologique de la formation des périthèces et malgré les efforts faits dans ce même sens antérieurement à nous par d'autres chercheurs, une fécondation a échappé à nos observations comme à celle de nos devanciers, à l'endroit de la rencontre des deux thalles, dont la mise en présence entraîne la formation des périthèces. Nous avons particulièrement utilisé dans les expériences qui vont suivre notre souche de *Neurospora sitophila* A, originaire de DODGE et notre *Neurospora sitophila* de même signe que le *Neurospora sitophila* B qui constitue notre souche dite de Bordeaux. Isolés, ces thalles ne fournissent jamais de périthèces ; réunis dans une même culture, ils en produisent abondamment. Nous semons donc sur moût de maïs gélosé dans une même boîte de PETRI les spores de l'une et l'autre souches : les deux my-

céliums se développent autour du point où a été fait le semis. Nous pouvions espérer voir se faire des lignes des périthèces à la rencontre des thalles de signes contraires, comme il se fait des zygospores dans les cultures de BLAKESLEE: nous aurions pu alors localiser la région de nos cultures où devaient se porter nos recherches pour que nous observions, à l'origine des périthèces, les copulations d'organes qui, éventuellement, nous auraient échappé dans nos préparations. A notre surprise, les périthèces ne se sont point faits suivant une ligne à la rencontre des deux thalles, mais souvent une moitié de la culture correspondant au territoire occupé par

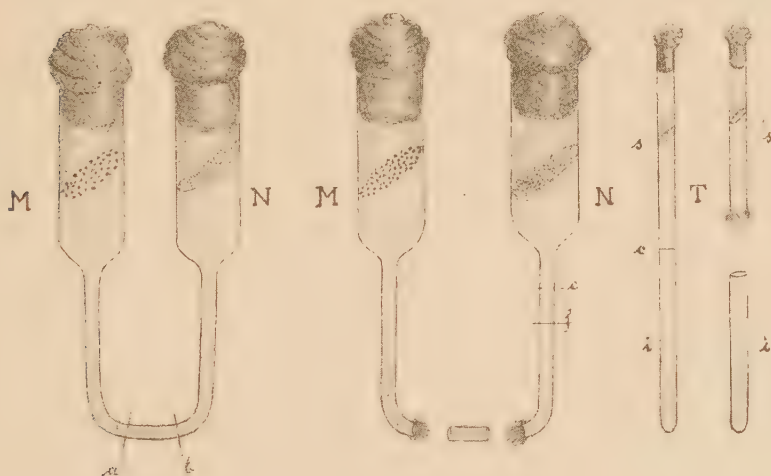


Fig. 8. — Expériences sur la formation des périthèces chez les *Neurospora*.

l'un des thalles était couvert de périthèces (Pl. IX, fig. 3, à gauche). Ces derniers naissaient tous à la fois dans toute la région de la culture où ils se produisaient sans qu'on puisse voir dans l'ordre de leur formation la marche progressive de l'un des mycéliums, envahissant le territoire occupé par l'autre.

Pour faciliter nos expériences, nous avons pensé à établir des cultures mixtes, réunissant les deux thalles de *Neurospora* capables ensemble de fournir des périthèces, non plus dans une vaste culture en boîte de PETRI, mais dans les cultures en goutte pendante, en cellule de VAN TIEGHEM et LE MONNIER. Dans ces conditions, nous avons obtenu des périthèces, mais nous n'avons pas vu davantage

les périthèces se former à la suite d'un phénomène de copulation.

Pour localiser davantage nos recherches, nous avons utilisé des cellules de VAN TIEGHEM de grand diamètre, dont la lamelle pouvait recevoir deux gouttes de milieu nutritif ; dans chacune de celles-ci nous ensemençons l'un des thalles de signes opposés et nous les réunissons par un filet mince de liquide constitué par le même milieu nutritif. Nous espérons dans ce détroit assister à la rencontre des mycéliums et à leur copulation éventuelle.

Mais ces expériences ne pouvaient être de longue durée en raison de la rapidité avec laquelle s'évaporait le liquide qui réunissait les deux gouttes de milieu nutritif. Nous avons alors remplacé le milieu nutritif liquide par un milieu nutritif solide constitué par le moût de maïs gélosé dont nous disposions sur une lamelle une grosse goutte. Nous enlevions avec un scalpel stérilisé deux fragments d'agar de façon que la culture prenne l'aspect d'un H dont la base transversale représentait un pont d'agar entre deux régions que nous ensemençons chacune avec un mycélium de *Neurospora*. La lamelle ainsi préparée servait de couvercle à une cellule de VAN TIEGHEM. Dans ces conditions, le pont, plus épais que le bord de la culture, se dessèche plus lentement que précédemment et le développement des Champignons dans cette région intéressante pouvait se faire ; leur contact et leur copulation éventuelle pouvaient être l'objet d'observations plus étendues.

Pas plus dans ces expériences que dans les précédentes, nous n'avons réussi à observer la formation de périthèces au contact des mycéliums. Bien au contraire, les périthèces se formaient dans des régions quelconques de la culture, loin de la région occupée à la fois par les mycéliums de signes contraires. Aussi, nous eûmes la pensée que les mycéliums agissent l'un sur l'autre, non point par contact, mais que chacun d'eux est susceptible à distance de provoquer chez l'autre la formation des périthèces. Pour soumettre cette hypothèse au contrôle de l'expérience, nous avons imaginé de faire des cultures dans des tubes en forme d'U, auxquels, après quelques hésitations, nous avons donné la forme représentée par la fig. 8 (à gauche). Ce sont des tubes en U aux extrémités larges, de la largeur d'un tube de culture ordinaire et dont la partie médiane est recourbée et plus étroite. Les tubes reçoivent de la gélose au moût de maïs ; ils sont bouchés avec un tampon d'ouate, sont

stérilisés dans l'autoclave et abandonnés à eux-mêmes au refroidissement après avoir été convenablement inclinés. On dispose ainsi pour chaque culture de deux larges surfaces en biseau ; l'une d'elles reçoit des spores des *Neurospora* souche de Bordeaux, l'autre reçoit les spores de *Neurospora sitophila* A des cultures de Dodge : désignons par *M* (initiale de *Monilia*) le mycélium de la première sorte, et *N* (initiale de *Neurospora*) le mycélium de la seconde. Les branches qui les renferment recevront respectivement les noms de *M* et *N*. Au bout de quelques jours (8-10), il apparaît, dans chacune des branches, de petits sclérotés ; puis apparaissent dans la branche *N* des sclérotés plus gros et dans la branche *M* des périthèces fertiles.

La première explication de ce fait est d'admettre que les deux mycéliums *M* et *N* se sont répandus dans toute la culture et se sont mélangés dans la partie médiane. Aussi, nous avons attaché un intérêt capital à la recherche du mycélium dans la région courbée de nos tubes en U.

Un grand nombre de nos cultures produisant des périthèces dans l'une de leurs branches ont été soumis au traitement suivant : Un trait de lime est donné dans la région *a b* de la courbure. Les tubes sont très rapidement flambés superficiellement dans cette même région. Saisis avec un linge propre, nos tubes en U sont coupés en *a b* en trois fragments (fig. 8 au centre) ; la branche *M*, la branche *N* et la région moyenne *a b*.

Dans cette dernière, nous avons recherché en vain la présence de mycélium. La recherche directe de ce dernier s'est montrée sans résultats. D'autre part, le fragment *a b* avec la gélose qu'il contient est conservé dans un tube étranglé stérile présentant au-dessus de l'étranglement un fragment de grenaille de zinc qui l'empêche d'atteindre le fond du tube où on a disposé de l'eau. Le tube est mis à l'étuve et ne donne lieu à aucun développement de mycélium.

Dans d'autres expériences, pour éviter une dessiccation possible de la région *a b* isolée du reste du tube, nous avons utilisé des tubes dont la courbure présente un renflement sphérique de 2 cm. de diamètre. La gélose de tels tubes a pu être conservée pendant plus longtemps, sans donner davantage lieu à un développement de mycélium.

La gélose du fragment *a b* est cependant propre au développement du mycélium de *Neurospora* : on s'en rend compte par le semis

direct des spores de *Neurospora* à sa surface. Même après quelques jours de dessiccation relative, le mycélium se développe.

D'autre part, on se rend compte que le mycélium de *Neurospora* peut se développer sur la gélose qui vient d'être séparée de celle de la région *a b*, à la partie inférieure des branches *M* et *N*, à la surface de séparation des branches *M* et *N* et de la région *a b*. Nous plaçons chacune des premières dans un bocal stérile de telle sorte que chaque branche est suspendue dans l'atmosphère du bocal grâce au bouchon d'ouate qui obture cette dernière et demeure à quelque distance d'une petite couche d'eau qui en occupe le fond. Dans ces conditions, assez rapidement le mycélium quitte la couche superficielle de la gélose et se rend vers la surface libre qui vient d'être pratiquée dans cette dernière, et bientôt, à la partie inférieure de chacune des branches, on voit se développer un mycélium porteur de conidies. Nous nous sommes assurée qu'il se fait dans les branches *M* et *N* un appel du mycélium vers l'extrémité fraîchement coupée et aérée. En effet, un tube *T* (fig. 8 à droite) pourvu de gélose estensemencé à sa surface avec les mycéliums *M* et *N*, ensemble ou séparément ; lorsque les mycéliums se sont développés à la surface de la culture, on coupe aseptiquement le tube *T* en *c*, à trois centimètres au-dessous de la surface de la gélose ; on en conserve les deux parties dans des récipients stérilisés et on constate au bout de quelques jours que la partie supérieure *s* du tube *T* montre un mycélium sur la tranche fraîche de sa gélose, tandis que la partie inférieure *i* n'en présente pas.

Le mycélium n'est venu dans la région moyenne du tube qu'après la brisure qui a mis la gélose à nu dans cette région. Le même phénomène se passe dans les branches *M* et *N* après leur séparation et le mycélium qui apparaît à leur extrémité inférieure n'est pas différent de celui qui d'abord était développé à la surface. Nous avons en effet observé que les spores qui se forment sur la tranche de la gélose des branches *M* et *N* offrent des polygones de variation de leur longueur différents, mais qui coïncident avec les polygones de variation de la longueur des spores développées respectivement à la surface primitive de la gélose des mêmes tubes ; semées séparément, ces spores donnent des mycéliums stériles ; lorsqu'elles sont réunies dans une même culture, celle-ci fournit des périthèces. Le mycélium qui a fourni des spores à l'extrémité inférieure des

branches M et N est donc bien le mycélium qui provient du semis superficiel de la branche correspondante et qui a traversé celui-ci dans toute sa longueur.

Pour éprouver la valeur de la recherche que nous avons faite d'un mycélium dans la région *a b*, où nous ne l'avons pas trouvé, nous avons pareillement séparé en *e f* (fig. 8 au centre) un fragment de l'une des branches isolées de nos tubes en U, après qu'un mycélium ait apparu à sa partie inférieure. La région *e f* du tube avait donc été traversée par des filaments mycéliens. Isolée du reste du tube et placée dans les conditions où la partie centrale n'avait donné lieu à aucun développement, la partie *e f* forme en quelques jours un mycélium et des conidies. Si, dans nos expériences précédentes, la partie *a b*, avait renfermé du mycélium, elle aurait donné pareillement lieu à un développement du mycélium et des conidies.

Les expériences précédentes ont été refaites un grand nombre de fois et ont toujours donné lieu aux mêmes conclusions. Tant que nos tubes demeurent intacts et dans les expériences de la durée des nôtres (soit une dizaine de jours), aucun échange de mycélium ne se fait entre les branches M et N. Néanmoins les sclérotés se développent et donnent lieu au moins dans l'une des branches à la production de périthèces fertiles. Tout se passe comme si chacun des mycéliums avait exercé une influence sur l'autre par l'intermédiaire d'une substance qui diffuse dans la gélose.

Cette substance hypothétique, nous la comparons à une hormone ou mieux à une harmozone.

Les expériences précédentes appellent des considérations dont quelques-unes ont été exposées dans deux notes préliminaires (MOREAU et MORUZI, 1931) et que nous allons maintenant envisager :

Tout d'abord, l'action des deux mycéliums est réciproque ; dans les expériences relatées plus haut, le mycélium M forme des périthèces renfermant des ascospores sous l'influence du mycélium N. Mais le mycélium M exerce également une action sur N en amenant ce dernier à fournir des sclérotés de grande taille. Comme nous avons vu récemment que ces sclérotés ne sont pas autre chose que des périthèces avortés, nous sommes conduits à admettre que chacun des deux mycéliums exerce sur l'autre des influences de même ordre, en l'amenant à développer plus ou moins ses sclérotés.

Dans les expériences précédentes, les sclérotés de *Neurospora* se développent plus qu'ils le font en l'absence de M, ceux de M prolongent leur développement jusqu'à leur transformation en périthèces fertiles.

Une autre marque de la réciprocité des actions des deux mycéliums l'un sur l'autre est dans le fait que, dans un certain nombre de nos expériences, la branche N, dans quelques cas exceptionnels, a fourni de tels périthèces.

Le plus ordinairement pourtant, M seul produisait des périthèces fertiles. Ce résultat nous permet de comprendre l'aspect offert par nos cultures sur gélose en boîtes de Petri, lorsque toute une moitié de la culture offre un grand nombre de périthèces noirs, alors que ceux-ci font défaut dans l'autre moitié. Dans toutes nos expériences sur boîtes de Petri, c'était précisément le mycélium de la souche de Bordeaux, donc le mycélium M, qui produisait les périthèces.

Nous pouvons encore à la suite des expériences précédentes parler d'une intensité plus ou moins grande d'une action des deux mycéliums l'un sur l'autre. Il paraît bien résulter des considérations précédentes que les actions réciproques de M et de N sont de même nature, mais elles s'exercent avec une intensité différente, puisque, dans certains cas, elles conduisent ce dernier jusqu'à la formation de périthèces parfaits.

Quant à la nature de l'action exercée l'un sur l'autre par les mycéliums, elle nous paraît être celle d'une action morphogénétique. L'un des mycéliums amène l'autre à développer ses filaments, à former des organes nouveaux, comme un parasite exerce à distance son action sur des organes éloignés de son hôte, comme encore dans un même organisme un organe peut par ses sécrétions provoquer le développement des organes qui sont à quelque distance de lui. Nous comparerions volontiers l'action de nos mycéliums l'un sur l'autre à celle de substances morphogènes secrétées par un parasite, ou encore, à l'action qu'exercent, sur les organes d'un animal, ses glandes endocrines, ou encore à celle qu'exerce le bourgeon terminal d'un Sapin sur la manière dont se développent les bourgeons latéraux de la même plante ; ou encore à l'action des gonidies d'un lichen sur les hyphes de ce dernier ; ou encore à la production, signalée par MOLLIARD (1903), des périthèces d'*Ascobolus* sous l'influence de

bactéries. Autrement dit, l'action réciproque de deux mycéliums est une action biomorphogénétique. Son étude relève de la biomorphogénèse.

La manière la plus simple de concevoir l'influence des deux mycéliums l'un sur l'autre est de l'attribuer à une substance émise par eux et qui chemine au travers de la gélose. S'il en est ainsi, un certain temps doit s'écouler entre la mise en présence des mycéliums et la production des périthèces. Dans les conditions de nos cultures, sur gélose au moût de maïs, à la température du laboratoire, avec des tubes pouvant recevoir une colonne de gélose de 10 cm. environ, il faut plusieurs jours pour que les périthèces prennent naissance. En faisant varier légèrement la colonne de la gélose grâce à l'emploi de tubes de taille différente, nous n'avons pas obtenu de variations nettes du temps nécessaire à la production des périthèces.

Pas davantage, nous n'en avons obtenu en remplaçant le milieu solide par le moût de maïs non gélosé, donc liquide, et qui se prête à la répétition de nos expériences.

Nous avons cherché à comparer la rapidité avec laquelle se transmet, dans la gélose, l'hormone hypothétique de nos *Neurospora* et celle avec laquelle diffusent divers produits chimiques. Par exemple, l'une des branches de nos tubes en U reçoit, à la surface de la gélose au moût de maïs, une certaine quantité de sulfate de cuivre, l'autre une certaine quantité de ferrocyanure de potassium. Lentement, les deux substances chimiques progressent dans la gélose et elles forment, dans la région courbée de nos tubes où elles se rencontrent, un anneau coloré; celui-ci se fait dans un temps qui est du même ordre de grandeur que celui qui est nécessaire à la production des périthèces. Si c'est bien grâce à une substance émise par eux, que nos mycéliums agissent l'un sur l'autre, nous sommes amenés à voir, dans la formation des périthèces, le résultat d'un acte humoral et nous pourrions peut-être parler d'une forme humorale de la fécondation ou de la sexualité.

Mais il ne nous paraît pas certain que les différences entre *M* et *N* soient exactement des différences d'ordre sexuel. La question que nous soulevons a déjà été envisagée par BLAKESLEE (1925). Ce mycologue s'était efforcé d'établir la correspondance entre les signes + et — dont sont affectés les deux mycéliums d'une même

Mucorinée hétérothallique et les noms de mâle et de femelle, par lesquels, dans le langage courant, sont désignés les sexes.

Quelque temps, BLAKESLEE a cru surprendre une telle correspondance : par la confrontation d'une espèce hétérothallique et hétérogame, *Zygorhynchus Moelleri*, et les deux sexes d'une Mucorinée hétérothallique, *Absidia spinosa*, il a établi, dans ce cas particulier, la correspondance entre le sexe mâle et le signe — et celle du sexe femelle et du signe +, mais de récentes expériences de SATINA et BLAKESLEE (1930) ont montré que ces rapports peuvent être inversés si on remplace le *Zygorhynchus Moelleri* par le *Zygorhynchus heterogamus*. Il n'est pas exact dans tous les cas que — corresponde à mâle et què femelle soit synonyme de +.

Nos observations sur les *Neurospora* parlent dans le même sens. De ce que, dans la plupart de nos expériences, *M* fournit des périthèces sous l'influence de *N*, on pouvait peut-être conclure que *M* est du sexe femelle. En effet, à l'origine de ses périthèces, se trouvent les organes particuliers dont les chapitres précédents ont présenté l'étude, des ascogones, que l'on tient pour des organes sexuels femelles. On serait tenté de conclure que les mycéliums *M* correspondent au sexe femelle. Il n'en est rien, car les mycéliums *N* forment aussi des ascogones et ébauchent également une production de périthèces sous la forme des sclérotés qui restent stériles. Le mycélium *M* n'est donc pas le seul à fournir des organes femelles. Les deux mycéliums *M* et *N* méritent d'être considérés comme femelles et les différences qui les séparent ne sont pas de la même nature que celles qui distinguent les individus mâles et les individus femelles. Pas plus ici que chez les Mucorinées hétérothalliques, il n'y a correspondance entre les « signes » de la sexualité blakesléenne et les deux « sexes » de la sexualité banale.

Les différences entre les mycéliums *M* et *N* sont d'une nature assez particulière et ici encore il est intéressant de rapprocher le cas des *Neurospora* hétérothalliques des autres cas d'hétérothallisme offerts par les Champignons.

Chez les Mucorinées, on a signalé une luxuriance plus grande de l'une des races (BLAKESLEE, 1904 ; Mme BRESLAUER, 1912) ; une préférence de l'une d'elles pour certaines substances nutritives (Mlle KORPACHEWSKA, 1909, Mme BRESLAUER, 1912 ; LENDNER, 1918 ; ORBAN, 1919 ; DUNN, 1921 ; KORTYCHEW et ELIASBERG,

1919); des différences dans le pouvoir réducteur (Mlle SATINA et BLAKESLEE, 1925, 1930), dans la richesse en sucres (SATINA et BLAKESLEE, 1928) ou en graisses (LENDNER, 1908; CHODAT et SCHOPFER, 1927), ou en pigments carotiniens (CHODAT et SCHOPFER, 1927), enfin dans la taille des spores (LENDNER, 1919).

Chez les Basidiomycètes hétérothalliques, Mlle BENSAUDE (1915) a signalé que l'une des races du *Coprinus fimetarius* forme des oïdies abondantes, dont l'autre est moins richement pourvue.

Chez les Ascomycètes hétérothalliques, nous avons observé (MOREAU et MORUZI, 1931), que la race + du *Penicillium luteum* répand, sur le moût de maïs gélosé, une belle couleur rouge groseille, tandis que la race — ne donne lieu qu'à une production de pigment à peine sensible. Ces différences s'effacent sur d'autres milieux tels que le moût d'orge gélosé ou l'agar gélosé.

Chez les *Neurospora*, nous avons signalé plus haut des différences entre les mycéliums *M* et *N* dans la taille de leurs conidies obtenues sur un même milieu (fig. 6). Le mycélium *M* offre des conidies dans l'ensemble légèrement plus grandes que celles du mycélium *N*.

Nous connaissons en outre une autre différence entre les mycéliums *M* et *N*; elle réside dans la rapidité de la progression des deux mycéliums à travers le milieu nutritif rendu solide par l'addition d'agar. Les deux races *M* et *N* sontensemencées à la surface de la gélose nutritive (moût de maïs ou solution de glucose à 1 % rendus solides par 1,5 % d'agar) que renferme un tube étranglé à sa partie inférieure (tube de Roux). Au bout de quelques jours, des périthèces se forment à la surface du milieu nutritif, le tube est alors sectionné au niveau de l'étranglement; à ce moment, la gélose de la base du tube ne contient aucun mycélium. La partie principale du tube est engagée dans un flacon stérilisé renfermant une petite quantité d'eau stérile et sa partie inférieure brisée est maintenue, grâce à un bouchon d'ouate stérile, à quelque distance de la surface du liquide; la section fraîche de la gélose est ainsi entretenue dans une atmosphère humide et stérile.

Dans ces conditions, les mycéliums cheminent dans la gélose vers la surface fraîche qui se couvre quelques jours plus tard de filaments producteurs de conidies; les filaments sont recueillis dès leur apparition etensemencés sur un milieu propre à la produc-

tion des périthèces ; mais ceux-ci ne se montrent point ; c'est que l'un des deux mycéliums *M* ou *N* a traversé la gélose plus rapidement que l'autre et a seul émergé à l'extrémité du tube. Le mycélium ainsi prélevé est alors placé séparément en face des mycéliums *M* et *N* pour éprouver son signe ; il se forme des périthèces dans les cultures où il est en présence du mycélium du signe opposé au sien. On reconnaît ainsi que l'un des mycéliums *N*, traverse la gélose, dans les conditions de nos expériences, plus rapidement que l'autre.

Ces divers faits sont intéressants à signaler. Ils suggèrent que les différences entre les races des Champignons hétérothalliques sont d'ordre trophique. Nous comparons les différences que nous venons d'indiquer respectivement aux différences qui séparent une variété chromogène et une variété albinos chez d'autres végétaux, les races de tailles différentes d'une même espèce, les formes d'un même parasite plus ou moins aptes à envahir les tissus de leur hôte ; l'intensité de la pigmentation, la taille des spores, la rapidité de la progression dans un milieu gélosé sont des caractères fluctuants ; ils apparaissent ici comme des caractères de clones, plus que comme des différences profondes entre les races de signes opposés qui les présentent à divers degrés.

Ayant obtenu avec les mycéliums *M* et *N* des *Neurospora* les résultats qui viennent d'être exposés, il est intéressant de chercher à les étendre au cas d'Ascomycètes hétérothalliques différents et tout d'abord au cas des *Neurospora* différents des nôtres. C'est ainsi que nous avons, dans les deux branches de nos tubes en U, mis en présence les mycéliums des cultures de DODGE désignés par lui sous les noms de mycélium de sexe A et mycélium de sexe B.

Les mêmes résultats ont été obtenus : dans la plus grande partie de nos expériences, c'est le mycélium B qui a fourni des périthèces fertiles sous l'influence de A. B se comporte donc comme le mycélium de *Neurospora sitophila*, souche de Bordeaux.

Nos expériences avaient été faites avec les mycéliums originaux de DODGE et de signe A. Notre mycélium *M* correspond donc au signe B des *Neurospora sitophila* de DODGE.

Des expériences analogues ont été tentées avec les *Penicillium luteum* + et —. Elles n'ont fourni aucun résultat. Les deux mycéliums + et — de ce *Penicillium* mis côte à côte dans une même culture ne fournissaient pas davantage de périthèces. Le Bureau

international de Baarn, en nous envoyant les cultures de *Penicillium luteum*, nous avait informée que la production des périthèces qui se faisait dans les cultures mixtes des deux races, il y a quelques années, avait cessé de se faire. Nous avons éprouvé chez les *Neurospora* de telles variations dans la production des périthèces, disons de telles variations dans le pouvoir morphogène de chacun des mycéliums de signes différents par rapport à l'autre. Des mycéliums qui, aux mois de Juin, Juillet, formaient aisément des périthèces lorsqu'ils étaient mis en présence, n'en forment plus qu'une d'une façon capricieuse au début de l'hiver suivant.

La question de la spécificité de l'action des mycéliums de l'un sur l'autre s'est posée à notre esprit. Si l'un des mycéliums émet une substance morphogène pour l'autre, cette substance est peut-être remplaçable par une autre, dans son action sur le second mycélium ; en particulier peut-on lui substituer une substance fabriquée par un mycélium totalement étranger ?

C'est ainsi que nous avons soumis, dans nos tubes en U, nos deux races de *Neurospora* à l'action de Mucorinées de signes contraires, nous n'avons obtenu aucun résultat. Peut-être l'harmozone hypothétique des Mucorinées est-elle difficilement diffusible dans le milieu nutritif puisque les zygospores ou les hybrides imparfaits ne se font qu'au contact des deux mycéliums. Seule la diffusibilité de la substance excitante de *Neurospora* permet la réalisation de nos expériences.

Nous avons également mis nos *Neurospora* en présence du *Pyronema confluens*, espèce homothallique ; dans un petit nombre d'expériences, trois sur cinquante, nous avons obtenu des périthèces de *Neurospora*, mais la production en fût capricieuse et peut-être pourrait-il s'agir, malgré le soin mis à les éviter, de cas d'infection de nos *Neurospora* par un mycélium de la même espèce et du signe opposé au leur. Toutefois nous avons observé, dans nos cultures de *Neurospora* mises dans des tubes en U, en présence du *Pyronema*, une hypertrophie des sclérotés marquant qu'il peut y avoir entre ces champignons, cependant bien éloignés l'un de l'autre dans la classification, des relations de même ordre que celles qui s'établissent entre les mycéliums de signes opposés d'une même espèce.

Dans le même ordre d'idées, nous avons été plus heureuse avec

une autre forme homothallique, *Neurospora tetrasperma*, qui, mise en présence de *M* ou *N* dans des tubes en U, a déclenché chez eux la formation des périthèces. Ces périthèces se sont formés dans les conditions suivantes : l'une des branches de nos tubes contenait du moût de maïs gélosé, l'autre du moût de maïs liquide, non solidifié par l'agar. *Neurospora tetrasperma* était ensemencé sur la gélose et le mycélium *M* ou *N* était ensemencé sur le milieu liquide. A la surface de ce dernier, dans un certain nombre d'expériences, il s'est formé des périthèces. Notons que la même expérience, refaite sur milieu entièrement solide, n'a fourni aucun résultat. Il est à peine utile de noter que nous nous sommes assurée que les périthèces formés possèdent des asques octosporés et n'étaient pas les périthèces, aux asques tétrasporés, du *Neurospora tetrasperma*, dont le mycélium aurait traversé la gélose.

Des expériences précédentes, il ressort donc que l'action des *Neurospora* l'un sur l'autre n'est pas strictement spécifique, puisqu'elle peut être remplacée par celle d'une espèce étrangère.

CONCLUSIONS DE LA SECONDE PARTIE

Dans la deuxième partie de ce travail, nous venons d'étudier les phénomènes de la formation des périthèces chez les Pyrénomycètes du genre *Neurospora* et nous l'avons fait en appelant à notre aide deux techniques : la technique cytologique et la technique expérimentale.

Nos recherches cytologiques nous ont permis de confirmer les résultats qui avaient été apportés récemment par F. et Mme MOREAU (1930), dans l'étude de ces mêmes Champignons ; aussi, nous n'insistons pas longuement sur cette partie de ce travail. Les périthèces qui se forment dans les cultures mixtes du *Neurospora sitophila*, souche de Bordeaux et d'un *Neurospora sitophila* de signe A des cultures de DODGE, se développent exactement comme les périthèces des *Neurospora sitophila*, *N. crassa*, *N. tetrasperma* des auteurs précédents : L'ascogone naît multinucléé et enroulé ; il se cloisonne et, se ramifiant, fait place à des hyphes ascogènes de structure uninucléée. Il n'y a qu'une courte dikaryophase. Les crochets ascogènes binucléés naissent directement sur le mycélium uninucléé. La fusion de noyaux qui prend place dans l'asque est la seule qu'offre le développement. Celui-ci ne comprend aucune fécondation à l'origine des périthèces.

Nos recherches expérimentales ont porté sur la formation des périthèces chez les *Neurospora* hétérothalliques. Observant que les périthèces naissent dans des cultures renfermant à la fois deux mycéliums de signe différent de *Neurospora*, nous avons recherché quelles relations contractent ces mycéliums.

A priori, on eut pu croire que des phénomènes de copulation se passent entre les deux mycéliums à l'origine des périthèces. En fait, nous n'en avons pas observé. Nous ne saurions d'ailleurs dire que l'un des mycéliums appartient au sexe femelle, l'autre au sexe mâle, car tous les deux forment des ascogones, organes réputés

femelles, et primordia possible de sclérotés ou de périthèces. Si on veut rapporter à la sexualité les différences qui existent entre les mycéliums de signes opposés, il faut reconnaître que cette sexualité, que nous appelons blakesléenne, ne coïncide pas avec la sexualité banale. Aucun phénomène de copulation ne s'observe entre les mycéliums de signes opposés de *Neurospora*. Nous avons été amenée à envisager d'une toute autre manière les relations qui existent entre eux. Dans nos expériences, nous nous sommes assurée que chacun des mycéliums agit sur l'autre à distance, probablement par l'intermédiaire d'une substance morphogène qui invite au développement des sclérotés ou des périthèces chacun des mycéliums. Une harmozone pourrait être rendue responsable de ce phénomène. L'influence qu'exercent l'un sur l'autre deux mycéliums de signes opposés est réciproque, bien que, bien souvent, l'un des mycéliums seul forme des périthèces fertiles sous l'influence de l'autre, ce dernier ne produisant en général que des sclérotés, c'est-à-dire des périthèces au développement incomplet.

L'influence qu'exercent les mycéliums l'un sur l'autre n'est pas strictement spécifique. On peut inviter au développement un mycélium de *Neurospora* et l'amener à former des périthèces fertiles ou au moins des sclérotés de grande taille, par l'action des mycéliums d'espèces différentes ou même de mycéliums totalement étrangers, par exemple du *Neurospora tetrasperma* homothallique ou celui du *Pyronema confluens* également homothallique.

Ces faits éclairent d'un jour nouveau la question du déterminisme de la formation des périthèces chez les Ascomycètes et celle encore peu connue de l'hétérothallisme chez les Ascomycètes ; ils dissipent le malaise que ne manquent point de faire naître, chez les mycologues, les résultats en apparence contradictoires des cytologistes et des expérimentateurs. Tandis que ces derniers faisaient connaître que, chez les Ascomycètes hétérothalliques, deux mycéliums sont nécessaires à la formation des périthèces, ce qui laisse supposer qu'une fécondation prenait place à l'origine de ces derniers, les cytologistes, au moins certains d'entre eux, nient l'existence d'un tel phénomène à l'origine des périthèces. Les résultats de l'expérience et ceux de l'analyse cytologique sont maintenant en concordance puisque deux mycéliums de signes opposés agissent l'un sur l'autre par une sorte d'action humorale et dans des conditions qui éloignent toute idée d'une copulation effective entre eux.

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

1° Le *Placodium murorum* et le *Squamaria saxicola* possèdent une structure de Lichens foliacés.

Le *Lecanora subfusca* pénètre intimement dans les écorces et sa surface est continuellement renouvelée par la desquamation de cette dernière ; il en résulte une croissance indéfinie du Lichen en épaisseur.

2° Les spermogonies du *Placodium murorum* forment des spermaties latérales nées sur les flancs de la plupart des cellules des spermatiophores. Le *Squamaria saxicola* et le *Lecanora subfusca* forment au contraire leurs spermaties au sommet de spermatiophores aux cellules allongées.

3° Les apothécies, dans ces trois espèces, connaissent la même histoire et passent par les stades suivants : Peloton ascogonial aux cellules uninucléées, hyphes ascogènes aux cellules uninucléées, hyphes ascogènes aux cellules binucléées ; un stade multinucléé, éphémère, des cellules ascogoniales a été observé dans le *Placodium murorum*. Les apothécies, grâce à une constriction du thalle autour d'elles naissent pourvues d'un rebord thallin.

4° Un type de développement différent est offert par les Pyrénomycètes autonomes du genre *Neurospora*. Il comporte les stades suivants : Ascogone multinucléé, puis cloisonné, et faisant place à une formation ascogène aux cellules uninucléées, naissance de crochets ascogènes directement sur les hyphes ascogènes de structure uninucléée. Non plus que chez les Lichens précédents, il n'y a de fécondation à l'origine des périthèces.

5° Des sclérotés qui apparaissent dans les cultures de *Neurospora* sont l'équivalent de périthèces arrêtés dans leur développement.

6° Les mycéliums de signes contraires des *Neurospora* hétérothalliques ne correspondent pas, l'un au sexe mâle, l'autre au sexe femelle, puisque l'un et l'autre forment des ascogones et peuvent

produire des sclérotés et des périthèces. Leurs différences sont l'expression d'une sexualité blakesléenne différente de la sexualité banale ou peuvent être tenues pour étrangères à la sexualité.

7° Chez les *Neurospora* hétérothalliques, les deux mycéliums de signes différents ne prennent part à aucune copulation à l'origine des périthèces, mais chacun d'eux peut agir à distance sur l'autre, exercer sur lui une influence morphogène, peut-être par l'action d'une harmozone et l'inviter à développer des sclérotés ou à conduire ces derniers jusqu'à la formation des périthèces.

8° Cette action n'est pas spécifique, puisque les mycéliums des *Neurospora* hétérothalliques peuvent obéir à l'invitation à produire des périthèces ou au moins à développer des sclérotés, sous l'action de mycéliums d'espèces différentes, telles que le *Neurospora tetrasperma* ou le *Pyronema confluens*, tous les deux homothalliques.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

- BARNES (B.). — Variations in *Botrytis cinerea*. Pers. induced by the action of high temperatures (*Ann. of. Botany*, vol. 44, p. 825-858, 1930).
- BARY (A. de). — Entwicklungsgeschichte der Ascomyceten. Leipzig, 1863.
- BAUR (E.). — Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Flechtenapothecien I. (*Bot. Zeit.*, t. 62, p. 21-24, 1904).
- BENSAUDE (M.). — Sur la sexualité chez les Champignons Basidiomycètes (*C.R. Ac. Sc.*, T. 165, p. 286, 1917).
- Recherches sur le cycle évolutif et la sexualité chez les Basidiomycètes (*Thèses Sc. Paris*, 1918).
- BETTS (E.M.). — Heterothallism in *Ascobolus carbonarius* (*Am. Journ. of. Bot.*, t. 13, p. 427-432, 1926).
- BIORET (M.G.). — Revue des Travaux parus sur les Lichens de 1910 à 1919 (*Revue Générale de Botanique*, Tome 33, p. 63, 1921).
- BLAKESLEE (A.F.). — Zygosporé formation, a sexual process (*Science, N.S.*, vol. 19, p. 864-866, 1904).
- Sexual reactions between hermaphroditic and diœcious Mucors (*Biol. Bull.*, t. 29, p. 87-102, 1915).
- BREFELD (C.). — Untersuchungen aus dem Gesammetgebiete der Mykologie (T. 1-9, 1872-1891. Leipzig).
- BRESLAUER (Mme A.). — A propos du dimorphisme sexuel des Mucorinées (*Bull. Soc. Bot. de Genève*, 2^e sér., t. 4, p. 288-294, 1912).
- CHODAT (R.) et SCHOPFER (W.H.). Carotine et sexualité (*C.R. Soc. Phys. Hist. Nat. Genève*, t. 44, p. 176-179, 1927).
- CLAUSSEN (P.). — Zur Entwicklungsgeschichte der Ascomyceten *Pyronema* (*Zeits. f. Bot.*, t. 4, 1912).
- CRAIGIE (J.H.). — Discovery of the Function of the Pycnia of the Rust Fungi (*Nature*, Nov. 26, 1927).
- DERX (H.G.). — L'hétérothallie dans le genre *Penicillium* (note préliminaire) (*Bull. Soc. Myc. de Fr.*, t. 41, p. 375-381, 1925).
- DANGEARD (P.A.). — Une pseudo-fécondation chez les Urédinées (*C.R. Ac. Sc.*, p. 267-269, 1893).
- La reproduction sexuelle chez les Ascomycètes (*C.R. Ac. Sc.*, p. 1065-1066, 1894).
- La reproduction sexuelle chez les Basidiomycètes (*Le Botanique*, série 4, p. 88-90, 1895).
- La fécondation nucléaire chez les Mucorinées (*C.R. Ac. Sc. Paris*, p. 645-646, 1906).

- DANGEARD (P. A.) — Recherches sur le développement des périthèces chez les Ascomycètes. (*Le Botaniste*, t. 10, 1907).
- DANGEARD (P. A.) et LÉGER (M.). — La reproduction sexuelle des Mucorinées (*C. R. Ac. Sc.*, p. 547-549, 1894).
- DODGE (B.O.). — The life history of *Ascobolus magnificus*. Origin of the ascocarp from two strains (*Mycologia*, t. 12, p. 375-381, 1925).
- Nuclear phenomena associated with heterothallism and homothallism in the Ascomycete *Neurospora* (*Journ. of agricultural Research*, t. 35, p. 289-305, 1927).
 - Unisexual conidia from bisexual mycelia (*Mycologia*, t. 20, p. 226-234, 1928).
 - Production of fertile hybrids in the Ascomycete *Neurospora* (*Journ. of agricultural Research*, t. 38, p. 1-14, 1928).
 - Inheritance of the albinistic non conidial characters in interspecific crosses in the genus *Neurospora* (*Report of Proceedings of the fifth International Botanical Congress*, p. 358, 1930. — Cambridge Univ. Press, 1931).
- DUNN (A.). — A comparative study of the two races of *Rhizopus nigricans*. (*Physiol. Res.*, II, p. 301-339, 1921).
- EHRENBERG (G.C.). — *Syzygites*, eine neue Schimmelgattung nebst Beobachtungen über sichtbare Bewegungen in Schimmeln und Abbildungen (*Verhandl. d. Ges. Naturf. Freunde*, Berlin, t. I, p. 98-100, 1829).
- FOL (H.). — Sur le commencement de l'hénogénie chez divers animaux. (*Arch. de Zool. expér. et gén.* (t. 6, p. 145, 1877).
- FRASER (H. C. I.). — Contributions to the cytology of *Humaria rutilans*. (*Ann. of Bot.*, t. 22, p. 35-37, 1908).
- FRASER (H. C. I.) et WELSFORD (E. J.). — Further contribution to the cytology of the Ascomycetes (*Ann. of Bot.*, t. 22, p. 465-477, 1908).
- FRASER (H.C. I.) et BROOKS. — Further studies on the cytology of the ascus. (*Ann. of Bot.*, t. 23, p. 537-549, 1909).
- GWYNNE-VAUGHAN (H.C.I.) et WILLIAMSON (H.S.). — Contribution to the study of *Humaria granulata* Quel. (*Ann. of Bot.* vol. 44, n° 173, p. 127-145, 1930).
- A reinvestigation of the life History of *Pyronema confluens* (*Ann. Report of the Brit. Assoc.*, Bristol Meeting, p. 406, 1930).
 - Contributions to the study of *Pyronema confluens*. (*Ann. of Bot.*, t. 45, p. 333-371, 1931).
- HANNA (W. F.). — Studies in the physiology and cytology of *Ustilago Zeæ* and *Sorosporium Reilianum* (*Phytopathology*, t. 19, p. 415-442, 1929).
- HARPER (R. A.). — Die Entwicklung des Peritheciums bei *Sphaerotheca Castagnei* (*Ber. d. d. bot. Ges.* t. 13, 1895).
- Sexual reproduction in *Pyronema confluens* and the morphology of the ascocarp. (*Ann. of Bot.* t. 14, p. 321-400, 1900).
- HERTWIG (O.). — Nouvelles contributions à la connaissance de

la formation, de la fécondation et du fractionnement de l'œuf des animaux (Arch. de Zool. exp. et gén., t. 6, p. 171, 1877).

HERTWIG (O.). — Beiträge zur Kenntniss der Bildung, Befruchtung und Theilung des thierischen Eies. (*Morph. Jahr.*, I-IV, 1875-1878).

HUE (M.). — Causerie sur le *Lecanora subfusca* Ach. (*Bull. Soc. bot. de Fr.*, t. 50, 1903).

KIRBY (R.S.). — Heterothallism in *Ophiobolus cariceti* (*Phytopathology*, t. 13, p. 35, 1923).

KITASIMA (K.). — Morphologie und systematische Stellung des orangefarbigen Pilzes, welches bald nach dem am 1. September 1923 in Tokyo stattgefundenen Feuer entwickelt ist. (*Ztschr. forstwiss. Gesell. Japan*, t. 21, p. 285-291, 1925).

KNIEP (H.). — Ueber die Entstehung der Paarkernigkeit der Zellen des Schnallenmyzels (*Zeitschr. f. Bot.*, t. 9, p. 81-118, 1917).

— Untersuchungen über den Antherenbrand (*Ustilago violacea* Pers.). Ein Beitrag zum Sexualitätsproblem (*Zeitschr. f. Bot.*, t. 11, p. 257-284, 1919).

— Vererbungserscheinungen bei Pilzen (*Bibliographia Genetica*, t. 5, 1929).

KORPATCHEWSKA (Mlle J.). — Sur le dimorphisme physiologique de quelques Mucorinées (*Bull. Soc. Bot. Genève*, 2^e sér., T. I, 1909).

KOSTYTCHEW (S.) and ELIASBERG (P.). — *Journ. Russ. Bot. Soc.*, t. 4, 1919 (cité d'après SATINA et BLAKESLEE, 1925).

LENDNER (A.). — Les Mucorinées de la Suisse (Bern, Wyss, p. 66, 1908).

— Les Mucorinées géophiles récoltées à Bourg-Saint-Pierre (*Bull. Soc. Bot. de Genève*, t. 10, p. 362-376, 1919).

LINDAU (G.). — Über die Anlage und Entwicklung einiger Flechtenapothecien (*Flora*, t. 71, p. 451-489, 1888).

MANGIN (L.) et VINCENS (F.). — Sur un nouveau genre d'Adélomycètes, le *Spirospora Castagneae* n. sp. (*Bull. Soc. myc. de Fr.*, t. 26, 1920).

MOLLIARD (M.). — Sur une condition qui favorise la production des périthèces chez les *Ascobolus* (*Bull. Soc. myc. de Fr.*, t. 19, p. 150, 1903).

MONTAGNE (C.). — Quatrième centurie de plantes cellulaires exotiques nouvelles (*Ann. Sc. Nat., Bot.*, sér. 2, t. 20, p. 352-379, 1843).

MOREAU (F.). — Les Lichens. Morphologie, Biologie, Systématique (*Encyclopédie Biologique*, II, 1927).

— Signification des bulbilles des *Eidamia*. (*Bull. Soc. Bot. de Fr.*, p. 71-75, 1917).

— Recherches sur les Lichens de la famille des Stictacées (*Ann. Sc. Nat., Bot.*, sér. 10, t. 3, p. 297-376, 1921).

— A propos de la signification de l'hétérothallisme et de l'hybridation chez les Champignons (*Report of Proceedings of*

- fifth International Botanical Congress*. Cambridge, 1930. p. 365-367, Cambridge Univers. Press, 1931).
- MOREAU (F. et Mme). — L'évolution nucléaire et les phénomènes de la sexualité chez les Lichens du genre *Peltigera* (*C. R. Ac. Sc.*, t. 160, p. 526, 1915).
- Etude cytologique du développement de l'apothécie des Peltigéracées. (*C. R. Sc. Ac.*, t. 166, p. 178, 1918).
- Recherches sur les Lichens de la famille des Peltigéracées (*Ann. Sc. Nat., Bot.*, sér. 10, t. I, p. 29-138, 1919).
- Le mycélium à boucles chez les Ascomycètes (*C.R. Ac. Sc.*, t. 174, p. 1.072-1.074, 1922).
- Recherches sur quelques Lichens des genres *Parmelia*, *Physcia* et *Anaptychia* (*Rev. Gén. de Bot.*, t. 37, p. 385-417, 1925).
- La reproduction sexuelle chez les Lichens du genre *Collema* et la théorie de Stahl (*C. R. As. Sc.*, t. 182, p. 802, 1926).
- Les phénomènes cytologiques de la reproduction chez les champignons des Lichens (*Le Botaniste*, t. 20, p. 1927).
- Le développement du périthèce chez quelques Ascomycètes (*Rev. Gén. Bot.*, t. 42, p. 65-98, 1930).
- Existe-t-il une double réduction chromatique chez les Ascomycètes ? (*Rev. Gén. Bot.*, t. 43, 1931).
- MOREAU (F.) et MORUZI (Mlle C.). — Recherches expérimentales sur la formation des périthèces chez les *Neurospora* (*C. R. Ac. Sc.*, t. 192, p. 1.476-1.487, 1931).
- Sur les différences entre les thalles de signes opposés chez les Ascomycètes hétérothalliques (*C. R. Soc. de Biol.*, t. 108, p. 371, 1931).
- Sur l'identification des sexes des races + et — des Ascomycètes hétérothalliques (*C. R. Soc. de Biol.*, t. 108, p. 861, 1931).
- MOELLER (A.). — Phycomyceten und Ascomyceten. Untersuchungen aus Brasilien. (*Bot. Mittheil. aus den Tropen*, Heft 9, 1901)
- MORUZI (Mlle C.). — Sur une maladie du Champignon de couche causée par un *Monilia* (*Bull. Soc. Myc. de Fr.*, t. 46, p. 143-148, 1930).
- NIENBURG (W.). — Anatomie der Flechten (Bornträger, Berlin, 1926).
- ORBAN (G.). — Untersuchungen über die Sexualität von *Phycomyces nitens* (*Beih. Bot. Centralbl.*, t. 36, p. 1-59, 1919).
- PERSOON (D.C.H.). — Synopsis methodica Fungorum. (*Gottingae*, p. 691, 1801).
- SACCARDO. — Sylloge Fungorum, t. 4, p. 31.
- SATINA (Mlle S.). et BLAKESLEE (A.F.). — Studies on biochemical differences between (+) and (—) sexes in Mucors-Tellurium salts as indicators of the reduction reaction (*Proceeding of the National Academy of Sciences*, vol. II, p. 528-534, 1925).
- Studies on biochemical differences between sexes in Mucors. Quantitative determinations of sugars in (+) and (—) races. (*Proceedings of the National Academy of Sciences*, vol. 14, p. 308-316, 1928).

- Imperfect sexual reaction in homothallic and heterothallic Mucors (*Bot. Gazet.*, t. 90, p. 299-311, 1930).
- SHEAR (C.L.) et DODGE (B.O.). — Life history and heterothallism of the redbread mold fungi of the *Monilia sitophila* group (*Journ. of agricultural Research*, t. 34, p. 1.019-1.042, 1927).
- SLEUMER (H. O.). — Ueber Sexualität und Zytologie von *Ustilago Zeæ* (Beckm.) Unger (*Zeits. f. Bot.* t. 25, 1932).
- SMITH. — Lichens (Cambridge University Press, 1921).
- STAHL (E.). — Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Flechten (Vorläufige Mitteilung) (*Bot. Zeit.*, p. 177-180, 1874).
- Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Flechten. Ueber die geschlechtliche Fortpflanzung der Collemaceen (*Leipzig, Felix*, 1877).
- THURET (G.). — Recherches sur la fécondation des Fucacées, suivies d'observations sur les anthéridies des Algues (*Ann. Sc. Nat., Bot.*, sér. 4, T 2, p. 196, 1854).
- VAN TIEGHEM (P.). — Traité de Botanique, Paris, Savy, 1891.
- VUILLEMIN (M. P.). — Différence fondamentale entre le genre *Monilia* et les genres *Scopulariopsis*, *Acmosporium* et *Catenularia* (*Bull. Soc. Myc. de Fr.*, t. 27, p. 137-152, 1911).
- WILCOX (Mlle M. S.). — The sexuality and arrangement of the spores in the ascus of *Neurospora sitophila* (*Mycologia*, t. 20, p. 3-17, 1928).
-

EXPLICATION DES PLANCHES

Planche I. — *Placodium murorum* DC.

Fig. 1. — Jeune ascogone aux cellules uninucléées, pourvu d'un trichogyne.

Fig. 2. — Stade éphémère plurinucléé de l'ascogone.
Grossissement 640.

Pl. II. — *Placodium murorum* DC.

Fig. 3. — L'ascogone s'est développé en hyphes ascogènes de structure uninucléée.

Fig. 4. — Hyménium, hyphes ascogènes à cellules uninucléées ; hyphes ascogènes à cellules binucléées ; anses ; paraphyses ; jeunes asques ; asques aux spores polocoelées ; ascospores.

Fig. 5. — Cellules de la dikaryophase.
Grossissement 700.

Pl. III. — *Placodium murorum* DC.

Fig. 6. — Structure du thalle. Gross. 600.

Fig. 7. — Spermogonies, Gross. 76.

Fig. 8. — Spermatophores avec spermaties latérales. Gross. 600.

Pl. IV. — *Squamaria saxicola* Hook.

Extrémité du thalle. — Gross. 900.

Pl. V. — *Squamaria saxicola* Hook.

Fig. 1. — Plusieurs jeunes ascogones enchevêtrés ; trichogynes.

Fig. 2. — Ascogone isolé.
Gross. 640.

Pl. VI. — *Lecanora subfusca* Ach.

Fig. 1. — Thalle jeune.

Fig. 2. — Thalle âgé supporté par une écorce en partie exfoliée.
Gross. 530.

Pl. VII. — Fig. 1. *Lecanora subfusca* Ach.

Papille de la face supérieure du thalle. Gross. 400.

Fig. 2 à 5. — *Squamaria saxicola* Hook.
Suçoirs intragonidiaux. Gross. 960.

Fig. 6 à 16. — *Lecanora subfusca* Ach.
Suçoirs intragonidiaux ; en 11-13, désorganisation de la gonidie ; en 14, 15, 16, suçoirs ramifiés. Gross. 960.

Pl. VIII. — *Lecanora subfusca* Ach.

Fig. 1. — Ascogone enroulé, avec trichogyne, aux cellules uninucléées.

Fig. 2. — Hyménium ; paraphyses ; hyphes ascogènes ; asques ; ascospores.

Fig. 3. — Figures de dikaryophase. Gross. 640.

Pl. IX. — Photographies de cultures de *Neurospora sitophila* Shear et Dodge.

Fig. 1. — Phototropisme dans une culture aux spores non chauffées.

Fig. 2. — Phototropisme dans une culture issue de spores chauffées.

Fig. 3. — Périthèces dans une culture mixte de *Neurospora sitophila* souche de Bordeaux et de *N. sitophila* A.

Pl. X. — *N. sitophila* Shear et Dodge, souche de Bordeaux.

Fig. 1. — Structure coenocytique du mycélium.

Fig. 2. — Mycélium avec synapses.

Fig. 3 et 4. — Mycélium aux rameaux enroulés.

Fig. 5 et 6. — Anastomoses.

Fig. 7 et 8. — Emission de mycélium à l'intérieur d'un hyphe par une portion de cytoplasme qui s'y est amassée.

Gross. a., b., 800 ; c. à h., 400.

Pl. XI. — *Neurospora sitophila* Shear et Dodge, souche de Bordeaux.

Fig. 1. — Primordium d'un sclérote ayant la valeur d'un ascogone multinucléé.

Fig. 2. — Primordium d'un sclérote ayant la valeur d'un ascogone avec trichogyne.

Fig. 3. — Même formation, le trichogyne dégénérant.

Fig. 4. — Jeune ascogone de structure multinucléée dans une culture mixte de *N. sitophila*, souche de Bordeaux et de *N. sitophila* A.

Fig. 5. — Cloisonnement de l'ascogone.

Fig. 6. — Base d'un périthèce plus âgé avec hyphes ascogènes aux cellules uninucléées, première cellule binucléée et jeune asque.

Fig. 7. — Asques avec spores uninucléées.

Gross. fig. 1-6 : 800

Gross. fig. 7 : 1.200.

TABLE DES MATIÈRES

	Pages
INTRODUCTION.....	5
PREMIÈRE PARTIE : Étude cytologique de la formation des périthèces chez quelques Lichens crustacés.....	14
Chapitre I. — <i>Placodium murorum</i> DC.	18
Chapitre II. — <i>Squamaria saxicola</i> Hook.....	23
Chapitre III. — <i>Lecanora subfusca</i> Ach.....	28
Conclusions de la première partie.....	34
DEUXIÈME PARTIE. — Étude cytologique et expérimentale de la formation des périthèces chez les Champignons du genre <i>Neurospora</i>.....	37
Chapitre I. — Le genre <i>Neurospora</i>	37
Chapitre II. — L'appareil végétatif des <i>Neurospora</i> et les grandes lignes de leur développement.....	41
Chapitre III. — Les sclérotes.....	54
Chapitre IV. — Les périthèces, étude cytologique.....	57
Chapitre V. — Les périthèces, étude expérimentale.....	60
Conclusions de la seconde partie.....	73
CONCLUSIONS GÉNÉRALES.....	75
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE	77
EXPLICATION DES PLANCHES.....	82
TABLE DES MATIÈRES.....	83

DEUXIÈME THÈSE

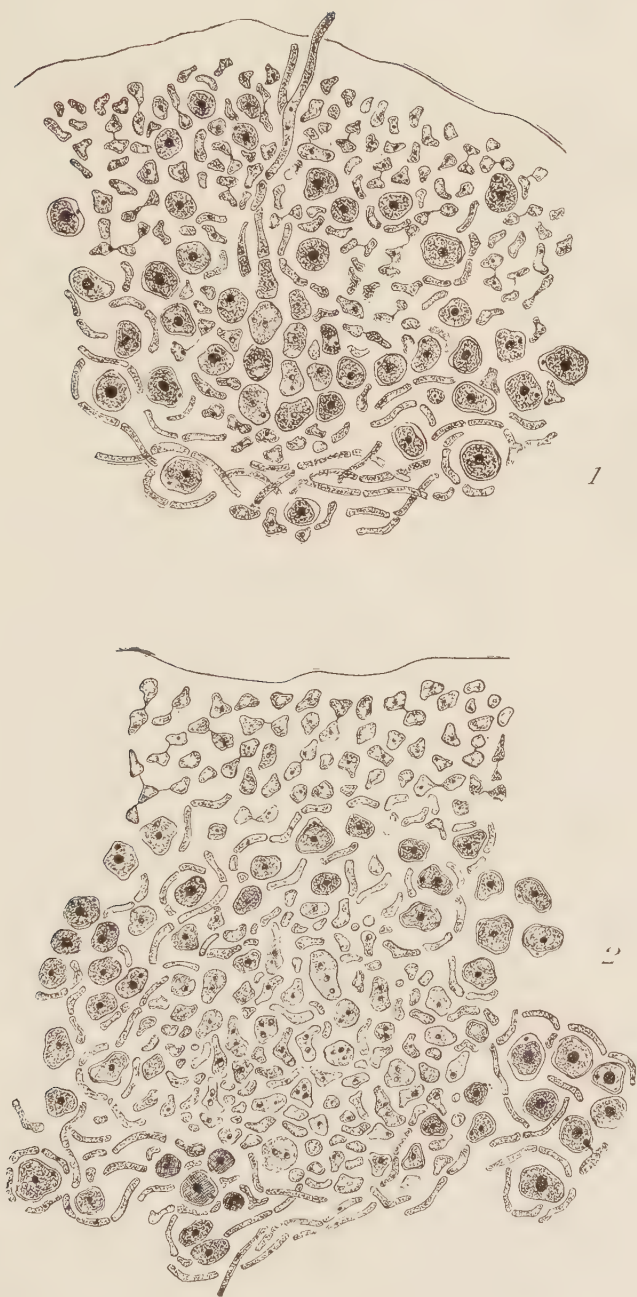
PROPOSITIONS DONNÉES PAR LA FACULTÉ

1^o **Géologie.** — Les Pétroles.

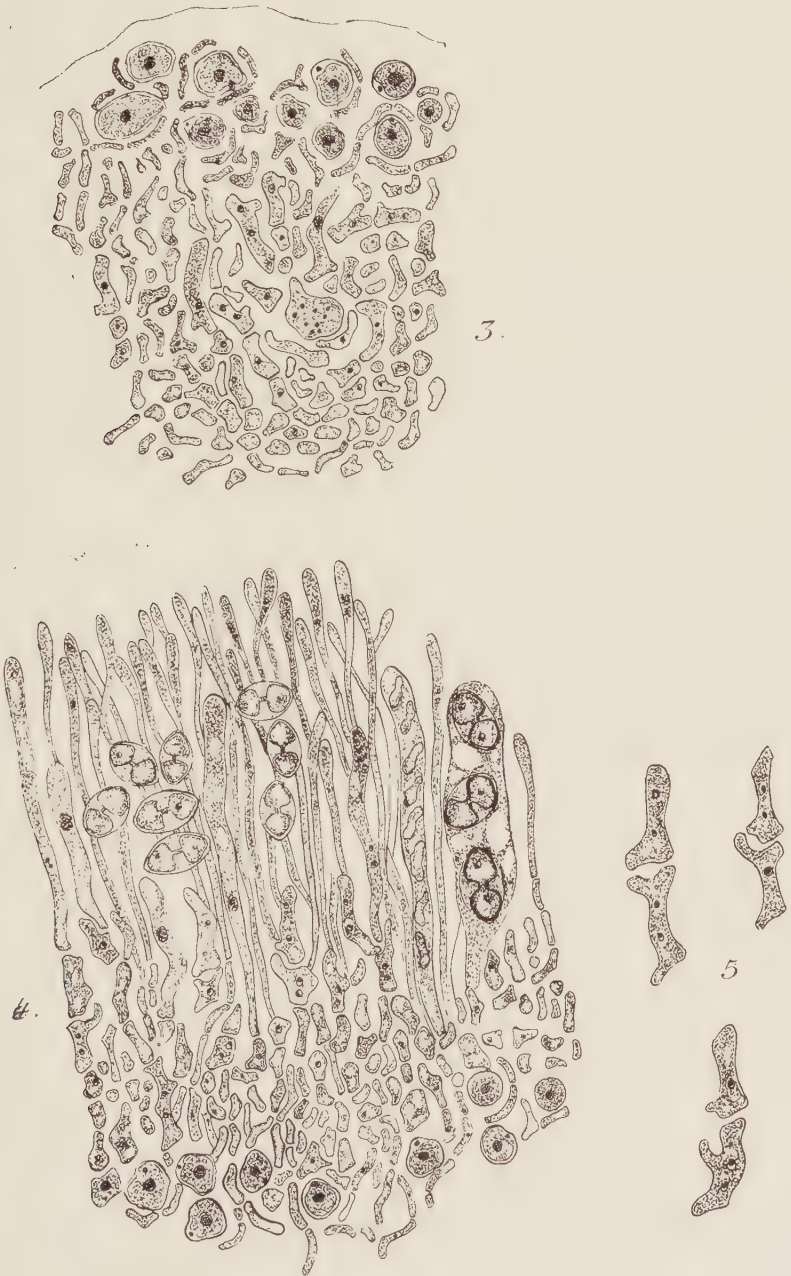
2^o **Zoologie.** — Le déterminisme du sexe.

Vu et approuvé
Paris, le 18 mai 1932
Le Doyen de la Faculté des Sciences,
CH. MAURAIN

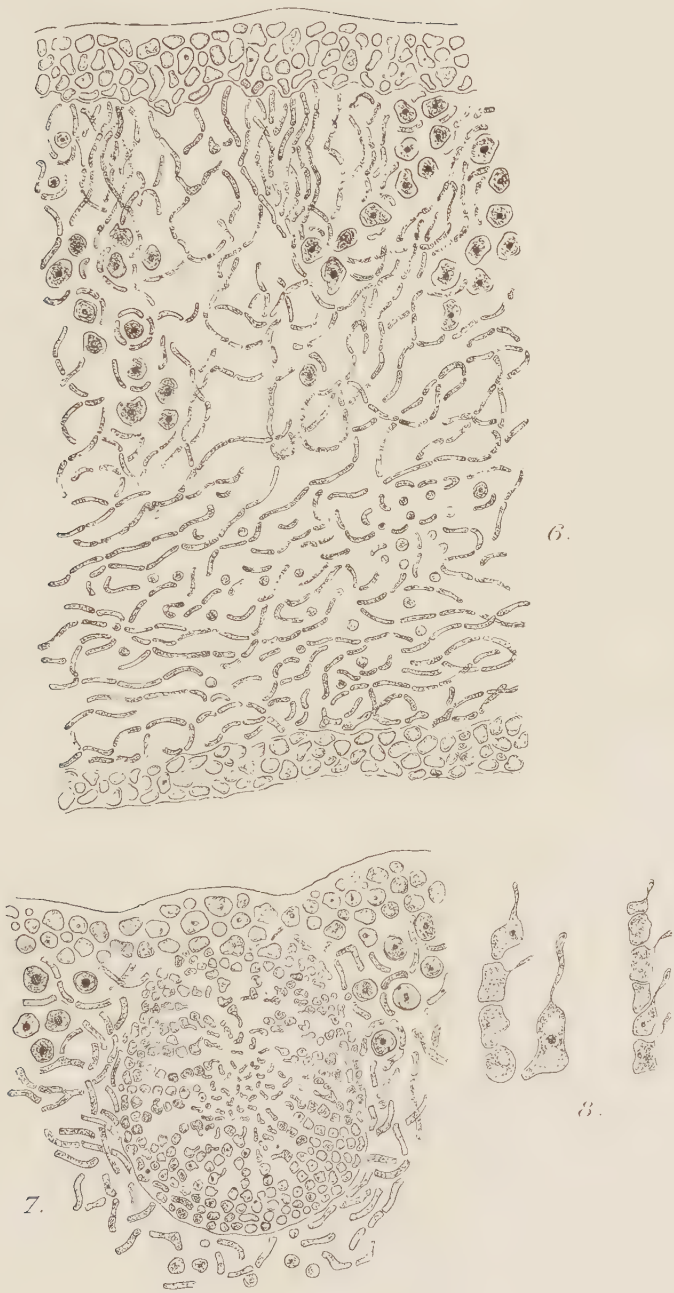
Vu
et permis d'imprimer.
Le Recteur
de l'Académie de Paris.
P. CHARLÉTY



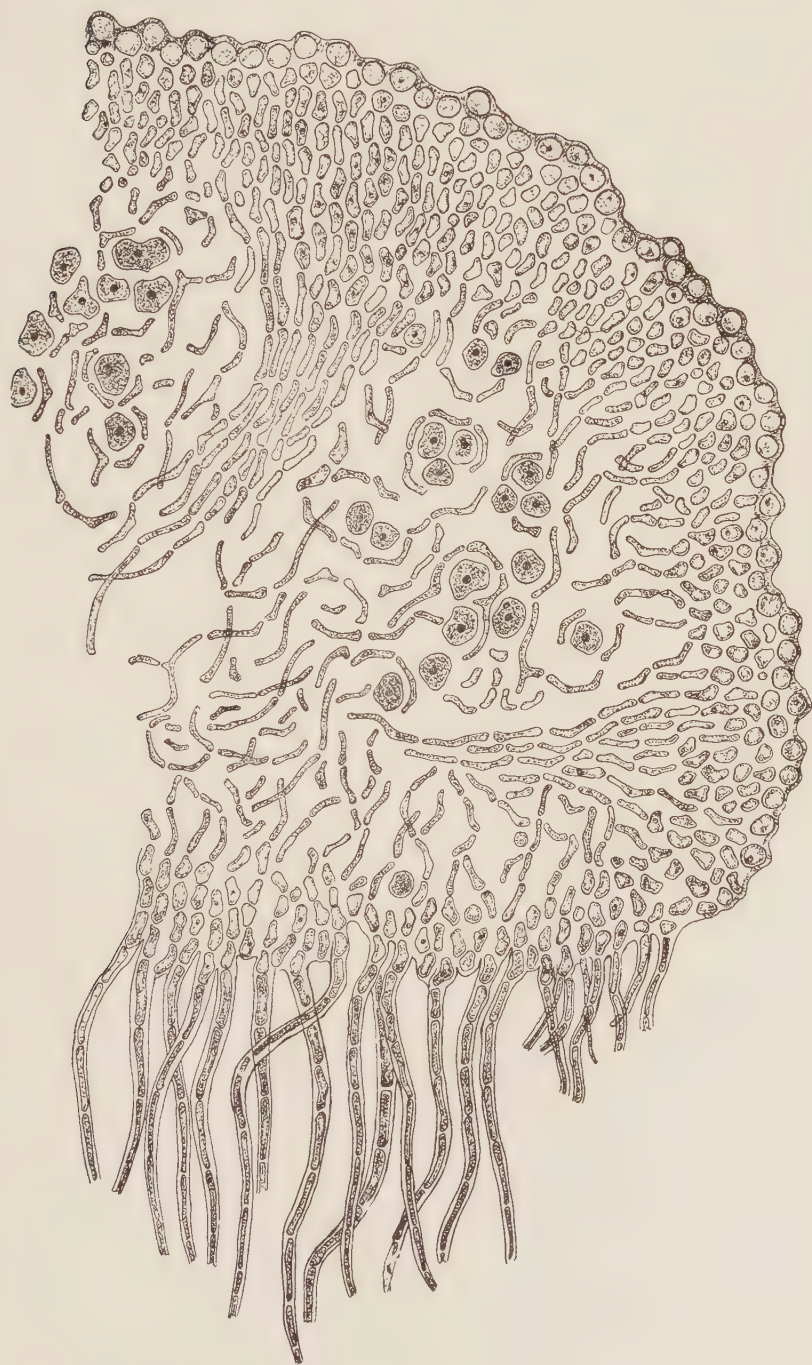
Placodium murorum DC.



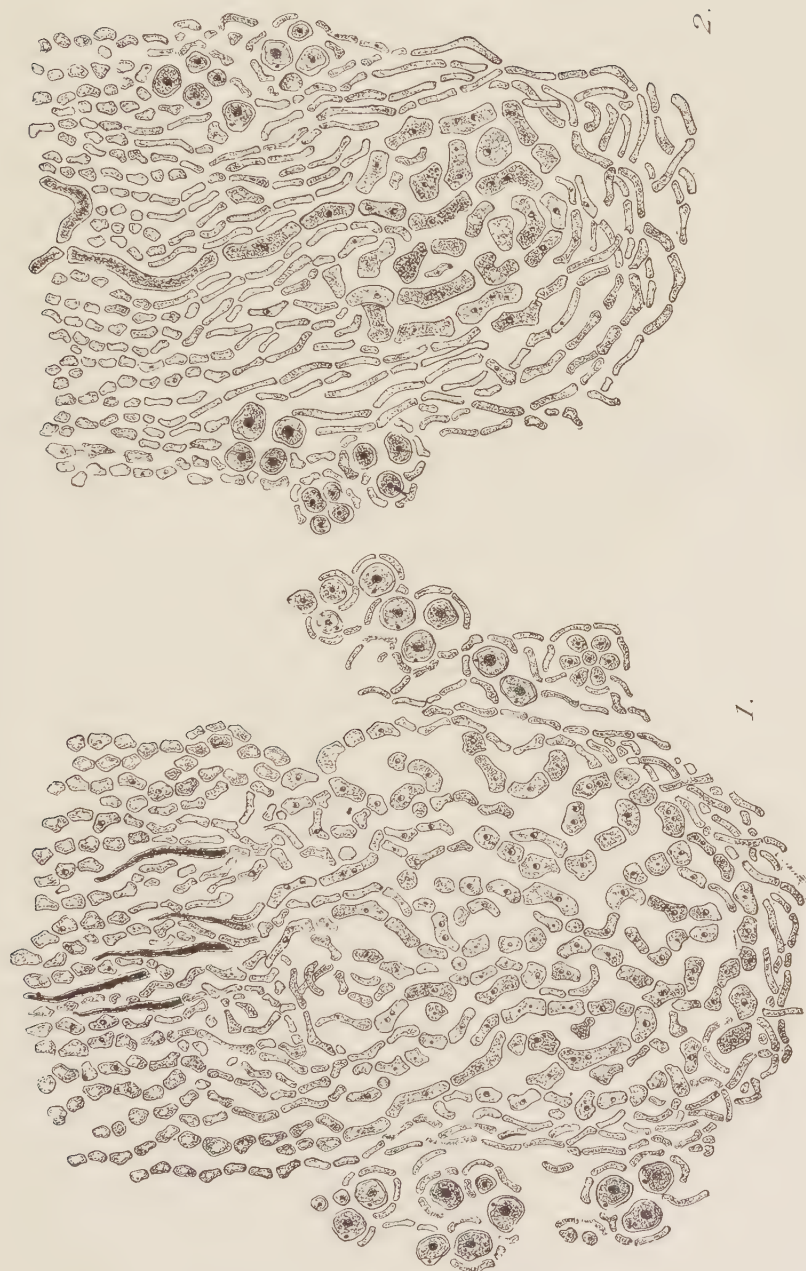
Placodium murorum DC.



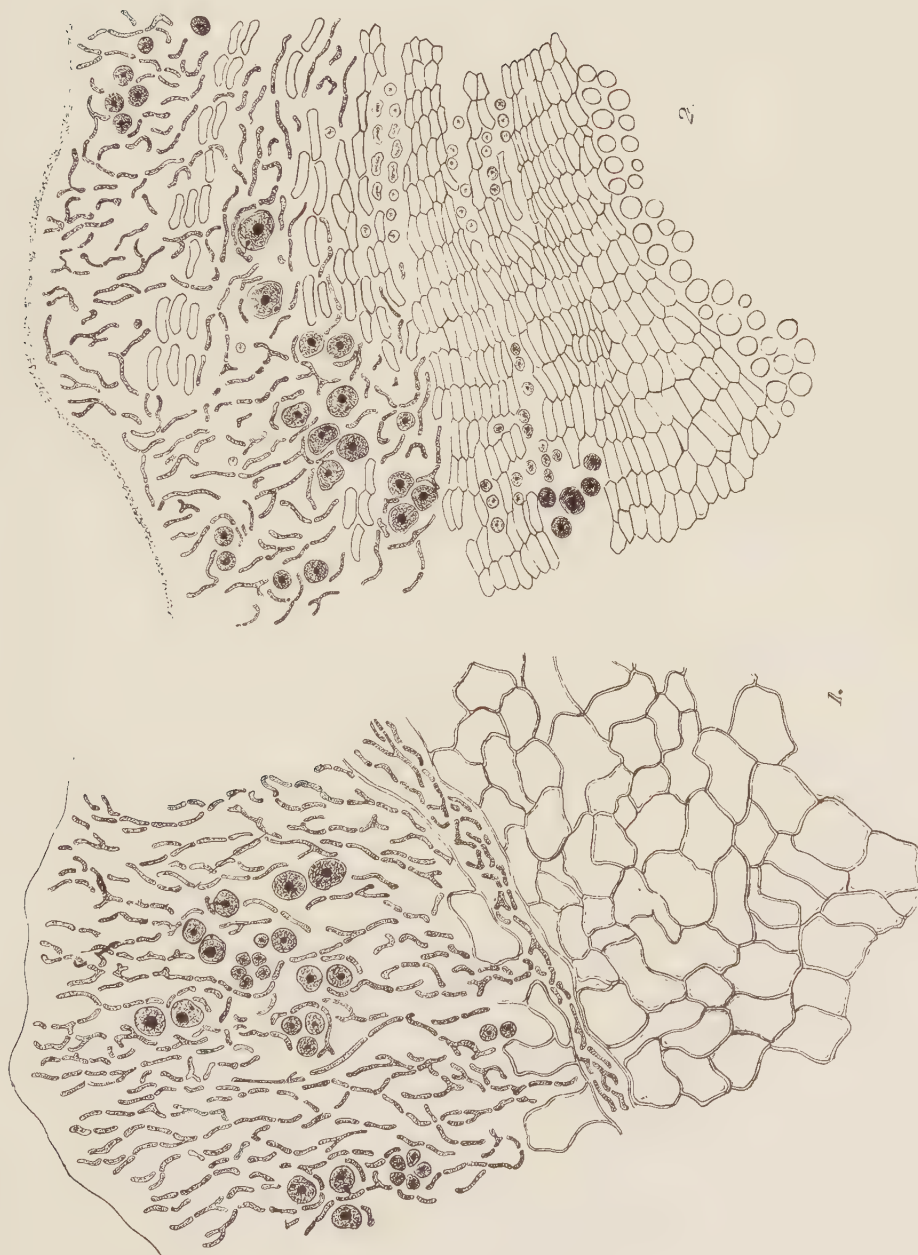
Placodium murorum DC.



Squamaria saxicola Hook.



Squamaria saxicola Hook.



Lecanora subfusca Ach.

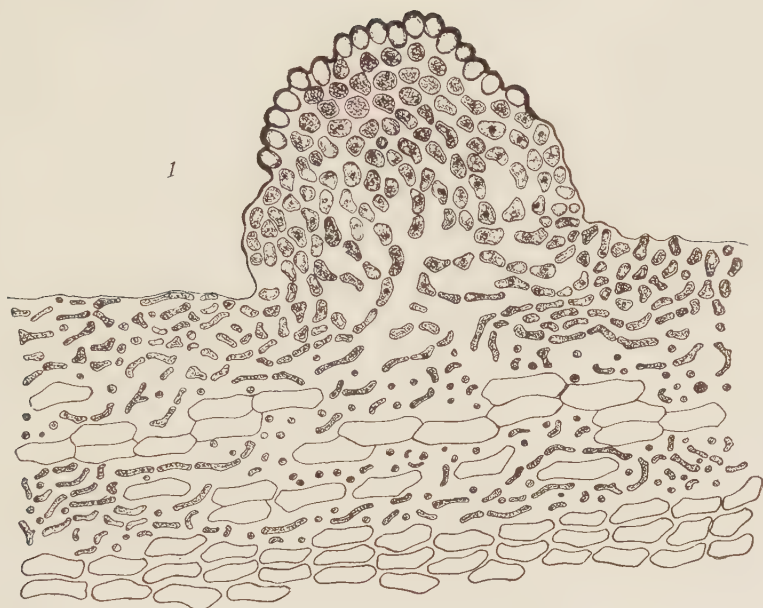


Fig. 1 et fig. 6 à 16. — *Lecanora subfusca* Ach.

Fig. 2 à 5. — *Squamaria saxicola* Hook.

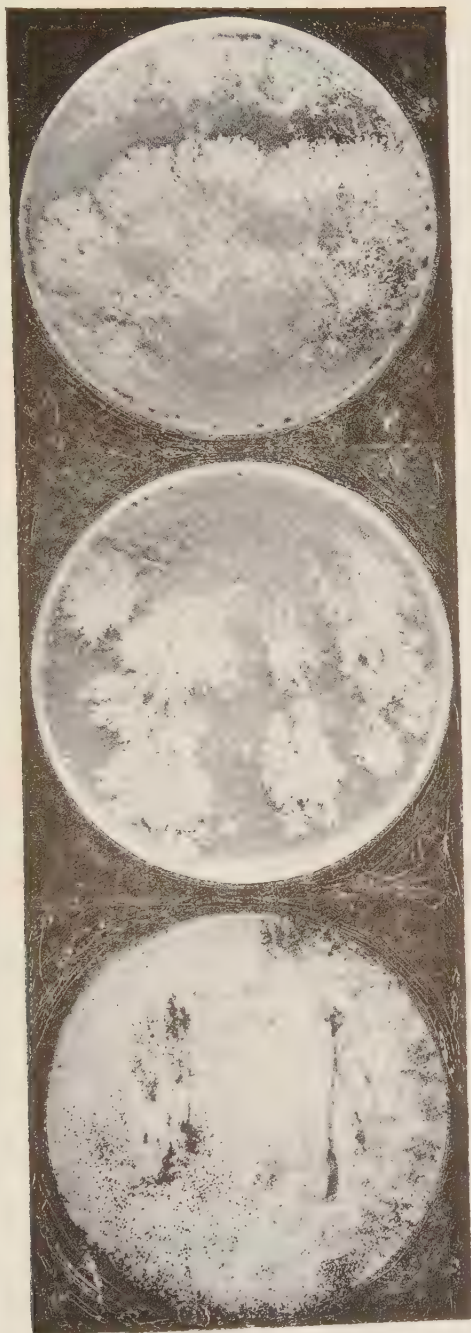


Lecanora subfusca Ach.

1.

2.

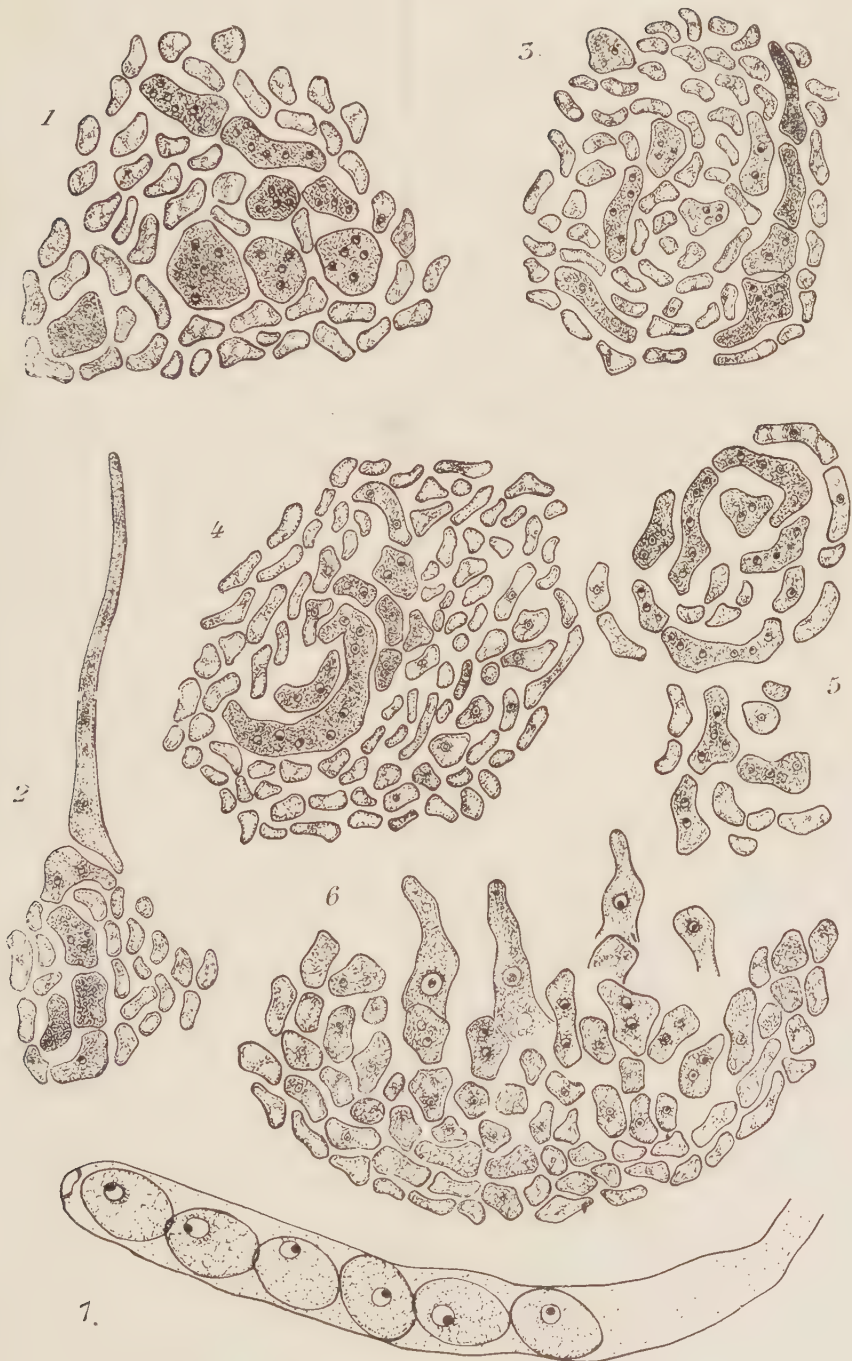
3.



Neurospora sitophila Shear et Dodge.



Neurospora sitophila Shear et Dodge, souche de Bordeaux.



Neurospora sitophila Shear et Dodge, souche de Bordeaux

IMPRIMERIE
ANDRÉ LESOT
3, Rue des Pliants, 3
NEMOURS (S.-&-M.)
